Aus dem anatomischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

Die Urgeschlechtszellen des Hühnerembryos am dritten und vierten Bebrütungstage,

mit besonderer Berücksichtigung der Kern- und Plasmastrukturen

Als

Habilitationsschrift

der

hohen medizinischen Fakultät der Universität Freiburg i. Br.

vorgelegt von

Dr. Herbert von Berenberg-Gossler

Sonder-Abdruck
aus dem
Archiv für mikroskopische Anatomie
Bd. 81, Abt. II (für Zeugungs- und Vererbungslehre)
Verlag von Friedrich Cohen in Bonn
1912

Aus dem anatomischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

Die Urgeschlechtszellen des Hühnerembryos am dritten und vierten Bebrütungstage,

mit besonderer Berücksichtigung der Kern- und Plasmastrukturen

Als

Habilitationsschrift

der

hohen medizinischen Fakultät der Universität Freiburg i. Br.

vorgelegt von

Dr. Herbert von Berenberg-Gossler

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Sonder-Abdruck
aus dem
Archiv für mikroskopische Anatomie
Bd. 81, Abt. II (für Zeugungs- und Vererbungslehre)
Verlag von Friedrich Cohen in Bonn
1912

Aus dem anatomischen Institut der Universität Freiburg i. B.

Die Urgeschlechtszellen des Hühnerembryos am 3. und 4. Bebrütungstage, mit besonderer Berücksichtigung der Kern- und Plasmastrukturen.

Von

Dr. Herbert von Berenberg-Gossler.

Hierzu Tafel III.

Inhalt.

Seite

I. Einleitung und Fragestellung 24
II. Material und Technik 29
III. Die Beziehungen der Urgeschlechtszellen zu den benachbarten Geweben 30
IV. Der feinere Bau der Urgeschlechtszellen 34
A. Der Kern 34
B. Das Protoplasma 43
1. Allgemeines 43
2. Der Centrenapparat 46
3. Die Mitochondria 48
4. Der innere Netzapparat 52
V. Zusammenfassung und Schluss 66

I. Einleitung und Fragestellung.

Der Gedanke, dass sich die Geschlechtszellen schon während der frühesten Stadien der Ontogenese von den Körperzellen absondern und während der Entwicklung ein verhältnismässig selbständiges Dasein führen, rührt ursprünglich von M. Nussbaum (67) her. Er fasst seine Untersuchungsergebnisse folgendermassen zusammen: „Samen und Ei stammen nicht von dem Zellenmaterial des elterlichen Organismus ab, sondern haben mit ihm gleichen Ursprung“.

Durch die bekannten Schriften Weismanns, in denen er die Lehre von der Kontinuität des Keimplasmas aufstellte, wurde dann die allgemeine Aufmerksamkeit auf dieses grosse Problem gelenkt.

Nachdem es Weismann selber und anderen gelungen war, mit ziemlicher Sicherheit nachzuweisen, dass die „Polzellen“

mancher Insekten, welche sich schon während der ersten Furchungsstadien abheben, die Stammzellen der Geschlechtsorgane darstellen, und auch sonst verschiedentlich Beobachtungen gemacht waren, welche für eine sehr frühe Sonderung der Geschlechtszellen bei einigen Gruppen sprachen, war doch Boveri der erste, welcher den sicheren Nachweis erbrachte, dass es Tiere gibt, bei welchen sich die Stammzellen der Geschlechtsorgane bis zur ersten Furchung zurückverfolgen lassen.

Ich möchte gleich hier bemerken, dass ich in den folgenden Ausführungen das Wort Keimbahn lediglich für die Generationskette der morphologisch erkennbaren Zellen gebrauchen werde, welche die Geschlechtszellen mit den ersten Furchungszellen verbinden. Auf die Frage, ob sich diese Zellen in bezug auf ihre erblichen Qualitäten von den Somazellen prinzipiell unterscheiden, ob es also eine Keimbahn im allgemeinen Sinne gibt, wie dies Weismann annimmt, kann ich mich hier nicht näher einlassen.

Die wichtige Entdeckung einer Keimbahn bei Ascaris megalocephala zog dann eine grosse Reihe von Untersuchungen nach sich, aus welchen sich aber ein allgemein gültiges Prinzip für die ganze Tierreihe keineswegs ableiten lässt.

Im Reiche der Wirbellosen wurde bei Anneliden, Echinodermen und Mollusken eine Keimbahn nicht gefunden (Buchner [22]).

Das ganze Problem, wie es in dem oben zitierten Ausspruch von Nussbaum zusammengefasst ist, nämlich, anders ausgedrückt, „ob mit kurzen Worten jedes Metazoen- und Metaphyten-Individuum eine Art Doppelwesen ist, in welchem die Geschlechtszellen allein die Kontinuitätskette mit den Ahnen herstellen und für die Zukunft aufrecht erhalten, während den einzelnen Kettengliedern die Leiber der Individuen gleichsam aufgepfropft sind“ (Waldeyer [95]) steht und fällt mit der Frage, ob zweifellose Körperzellen sich zu Geschlechtszellen umbilden können. Falls der geistreiche Gedanke, den Nussbaum schon 1880 äusserte, zu Recht besteht, haben wir es hier mit einem allgemeinen biologischen Prinzip zu tun, welches für die Auffassung des Körpers der Tiere sowohl, wie der Pflanzen, von einschneidender Bedeutung ist. Erweist sich der Satz als unrichtig, so wird das Problem in seiner Bedeutung viel spezieller. Es bezieht sich dann eben nur auf Fragen, welche für die Differenzierung der

Gewebe im Embryo von Bedeutung sind, deren Beantwortung bei einem Tiere aber sicher nicht eine Verallgemeinerung auf alle Tierkreise zulässt.

Es hat immer mehr den Anschein, als könne eine Umwandlung von charakteristischen Körperzellen in Geschlechtszellen vorkommen. Wie unter anderem Fick (33) hervorhebt, kann man nach dem heutigen Stande der Forschung von einer Keimbahn bei Pflanzen nicht reden. Was die Tiere anbetrifft, so ist ein Untersuchungsergebnis von Child (23) geeignet, Aufsehen zu erregen. Er behauptet, nachgewiesen zu haben, dass bei Monieza, einem Wurme, sich Hodengewebe aus deutlich differenzierten Muskelzellen bilden.

Bei den Wirbeltieren wird nur von sehr wenigen Forschern das Bestehen einer Keimbahn angenommen, dagegen mehren sich von Jahr zu Jahr die Beobachtungen, dass die Stammzellen der Geschlechtszellen sich schon früh absondern und genetisch unabhängig von den Keimblättern sind.

Lange Zeit hindurch war ja die von Waldeyer (94) aufgestellte, von Semper (88) dann weiter ausgedehnte Lehre, wonach die Keimzellen aus einem bestimmten Bezirk des Cölomepithels, dem Keimepithel, ihren Ursprung nehmen, die allein herrschende. Dann tauchten immer mehr Angaben auf, dass diese Stammzellen „extraregionär", d. h. an anderen Orten des Embryos entständen, und erst allmählich, durch aktive Wanderung oder passive Verschiebung, in den Genitalbezirk gelangten.

Die augenblicklich herrschende Anschauung, welcher Felix im Handbuch von O. Hertwig Ausdruck gibt, und die neuerdings auch Kuschakewitsch (56) und viele andere vertreten, kann man dahin zusammenfassen, dass man primäre Urgeschlechtszellen, welche extraregionär und unabhängig von den Keimblättern entstehen, von sekundären, welche aus dem eigentlichen Keimepithel hervorgehen, unterscheidet.

Vielleicht ist es nützlich, bei dieser Gelegenheit die Literaturangaben kurz aufzuzählen, nach welchen eine extraregionäre Entstehung vorkommt.

Balfour (7) hatte schon 1878 diese Möglichkeit bei Selachiern behauptet. Eigenmann (28, 29) hat die Urgeschlechtszellen bei einem Teleostier am weitesten zurückverfolgt, und zwar bis zur fünften Generation der Furchungszellen. Die

Entstehung ausserhalb des Keimepithels wurde dann festgestellt: von Wheeler (98) für Petromyzonten, von Beard (9, 10, 11, 12) und Woods (101) für Selachier, von Allen (4) für Ganoiden, von Fedorow (630) für Teleostier, von Nussbaum (67), Allen (3), King (53) und Schapitz (87) für Amphibien, von Allen (2) und Jarvis (51) für Reptilien,[1]) von Hoffmann (50), Nussbaum (68), Rubaschkin (83) und Tschaschin (92) für Vögel, von Rubaschkin (84, 85) für Säuger und endlich von Fuss (35) für den Menschen. Für das Bestehen einer Keimbahn sprechen sich eigentlich nur ganz klar aus: Nussbaum, Beard und Allen.

Nun wird das ganze Problem dadurch ausserordentlich erschwert, dass die Entstehung der Geschlechtszellen aus den bekannten charakteristischen „Urgeschlechtszellen" gar nicht von allen Forschern als sicher bewiesen betrachtet wird. Schon 1885 äussert Mihálkovics (65), „der erste Schub von grossen Zellen" liefere keine Keimelemente, sondern werde anderweitig verbraucht.

Ähnliche Zweifel äusserte Minot (66). Er betrachtet die „Ureier" lediglich als vergrösserte Zellen, bringt ihre Grösse zum Teil mit den Vorbereitungen zur Zellteilung in Zusammenhang. Jedenfalls warnt er davor, sie ohne weiteres als Vorstufen der Keimelemente anzusprechen.

Winiwarter und Sainmont (100) sehen die Urgeschlechtszellen der Säuger noch 1908 als hypertrophische Zellen an, welche ein ephemeres Dasein fristen.

Die Warnungen derartiger Kenner mahnen zur Vorsicht und ergeben die Notwendigkeit, die Frage nach der Kontinuität zwischen Urgeschlechtszellen und Keimelementen, und andererseits nach der ersten Entstehung der Urgeschlechtszellen, in diesem Sinne zu bearbeiten. Die Anregung hierzu verdanke ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Keibel, welchem ich hierfür, sowie für stets gewährten Rat und Unterstützung, meinen herzlichsten Dank ausspreche. Bei dieser Gelegenheit möchte ich nicht versäumen, auch Herrn Prof. Benda ergebenst für seine mannigfachen Anregungen und technischen Unterweisungen, mit welchen er mich, während ich in seinem Laboratorium

[1]) Anmerkung bei der Korrektur. Ich möchte hier eine jüngst erschienene Arbeit von A. P. Dustin (Arch. Biol., T. 25, 1911) nicht unerwähnt lassen, nach welcher die Keimdrüsen von Chrysemis zuerst im Entoderm auftreten.

arbeiten durfte, stets unterstützte, zu danken. Meinem verehrten Chef, Herrn Geh. Rat Wiedersheim, bin ich sehr dankbar für sein Interesse an der Arbeit und seine Unterstützung mit einschlägiger Literatur.

Als Untersuchungsobjekt wählte ich Hühnerembryonen, wegen der bequemen Beschaffungsmöglichkeit des Materials, von dem ich wegen mannigfacher technischer Schwierigkeiten sehr viel brauchte. Gelegentlich wurden Entenembryonen von entsprechendem Entwicklungsgrad mitbenutzt.

Zunächst suchte ich dem Mangel in der Literatur an genauen, systematischen Angaben über den feineren Bau der Urgeschlechtszellen dadurch abzuhelfen, dass ich ein Zellorgan nach dem anderen mit den Hilfsmitteln der modernen Technik durcharbeitete. Die cytologischen Untersuchungen sollten also eigentlich nur Vorarbeiten sein. Dabei erwies sich die Urgeschlechtszelle aber als ein geradezu ideales Objekt, um eine Reihe cytologischer Fragen von allgemeiner Bedeutung daran zu prüfen.

Zunächst sind diese Zellen, wenigstens während der Periode, in welcher ich sie untersuchte, ausserordentlich voluminös. Man kann zweifellos sagen, dass sie während dieser Zeit die bei weitem grössten Zellen des Embryos sind. Dann kommen aber noch zwei wichtige Punkte hinzu, die sie als Untersuchungsobjekt besonders geeignet machen. Sie haben am 3. und 4. Tage der Bebrütung wahrscheinlich keine Funktion, und sie treten in der Regel nicht in Teilung.

Letztere von vielen Autoren für die Urgeschlechtszellen angegebene Eigenschaft, die auch Rubaschkin bei Vogelembryonen hervorhebt, kann ich bestätigen. Man trifft eine Mitose einer Urgeschlechtszelle, welche infolge ihrer Grösse in hohem Grade ins Auge springt, am 3. und 4. Tage nur ausnahmsweise an.

Da diese Zellen wohl so gut wie funktionslos sind, was auch daraus hervorgeht, dass am 3. und 4. Tage keinerlei Veränderungen an ihnen zu konstatieren sind, und während verhältnismässig langer Zeit sich nicht teilen, muss man annehmen, dass der Zellstoffwechsel ein träger ist. Dies macht die Zelle besonders für die Untersuchung des Kerns und der Plasmadifferenzierungen geeignet, zumal die Erforschung dieser Gebilde in jungen Embryonalzellen, abgesehen von den Mitochondrien, überhaupt noch im argen liegt.

II. Material und Technik.

Zur Verwendung kamen Embryonen in einem Alter, in dem die Urgeschlechtszellen leicht zu erkennen sind, in dem ihre „Wanderung" aber noch nicht zu Ende gekommen ist, also solche von der Mitte des 3. bis zur zweiten Hälfte des 4. Tages. Die Ursegmentzahl des jüngsten betrug etwa 28 Somiten.

Die Art der Fixierung wurde je nach den Zellteilen, auf die es besonders ankam, ausgewählt: Zenker-Formol, Sublimat (frisch angesetzte 4proz. wässerige Lösung), Sublimat-Eisessig, Flemmingsche Lösung in der Modifikation und Anwendung nach Benda, und Hermannsche Flüssigkeit mit Beschränkung des Eisessigzusatzes. (Auf 15 Teile Platinchloridlösung und vier Teile Osmiumsäurelösung (2%) nur drei Tropfen Eisessig.)

Die Arsensilberimprägnation, deren Rezept Golgi (1908) veröffentlichte, und die auch Riquier (81) genau angibt, wurde zur Darstellung des inneren Netzapparates benutzt und gab prachtvolle Resultate, wenn die Dauer der Fixierung 6—8 Stunden betrug, was auch Golgi als Optimum angibt. Dagegen fand ich, dass der Aufenthalt in der Silbernitratlösung nicht kürzer als etwa 18 Stunden dauern darf. Bei der Entwicklung macht es nach meinen Erfahrungen einen grossen Unterschied, ob man Natrium sulfurosum crystallisatum oder siccum anwendet. Ich fand, dass bei Gebrauch des letzteren die Resultate konstanter sind und der Entwickler besser auf tiefer gelegene Teile wirkt. Wie bei allen Metallimprägnationen, sind natürlich auch bei dieser Methode die Ergebnisse nicht immer überall gleich sauber.

Eingebettet wurden die Embryonen, soweit sie mit Flemmingscher Lösung fixiert waren, und soweit sie nach Ehrlich-Biondi gefärbt werden sollten, in Paraffin, erstere nach Durchtränkung mit Zedernöl, was bei der schlechten Schneidbarkeit derartig behandelter Objekte die besten Resultate gab. Letztere wurden äusserst langsam und schonend vom absoluten Alkohol in Chloroform übergeführt, diesem dann Stücke Weichparaffin zugesetzt. Ich liess dann das Chloroform im Trockenschrank verdunsten, worauf die kurze Durchtränkung mit Paraffin von höherem Schmelzpunkt erfolgte.

Sonst wandte ich nur Einbettung in Celloidin, wie sie Dantschakoff (24) angibt, und die kombinierte Celloidin-Paraffinmethode nach Jordan an, wie sie in der Enzyklopädie

der mikroskopischen Technik, letzte Auflage, angegeben wird. Die in Celloidin-Zedernöl eingebetteten Objekte wurden über Chloroform-Zedernöl und reines Chloroform in Paraffin übertragen.

Das Schneiden der in reinem Celloidin eingebetteten Stücke ist natürlich ausserordentlich mühsam, eine ganz lückenlose Serie durch einen Embryo wird damit wohl kaum jemandem gelingen, die Resultate sind aber dafür sehr gute. Am meisten ist die Celloidin-Paraffinmethode für Embryonen zu empfehlen, wenn es einem darauf ankommt, keine Schnitte zu verlieren. Schrumpfung ist, wenn überhaupt vorhanden, nur ganz minimal. Es empfiehlt sich, die mit Eiweiss-Glyzerin aufgeklebten Stücke nach der Streckung mit einem sauberen Objektträger fest aufzudrücken, da sie sonst in der Regel nicht ganz glatt werden. Es lassen sich nach dieser Methode bequem Bänder in jeder gewünschten Dicke schneiden, da im Schnitt das beinahe glasklare Celloidin von einem Paraffinrand umgeben ist. Besonders Embryonen, welche 6 Tage in Hermannscher Flüssigkeit fixiert waren, ergaben mit dieser Einbettungsart ausserordentlich schöne Bilder. Die Schnittdicke betrug bei allen Methoden 4—7 ½ μ.

Gefärbt wurde mit Hämatoxylin nach Delafield, mit Eisenalaun-Hämatoxylin, bei Mitochondriendarstellung nach vorhergegangener Bleichung nach Pal, was Rubaschkin (85) mit Recht empfiehlt, ferner mit Azur-Eosin, Safranin-Lichtgrün, Methylgrün-Pyronin und mit Ehrlich-Biondischem Gemisch. So schön die Resultate mit dem letzteren waren, so sehr liess die Haltbarkeit der Färbung zu wünschen übrig.

Für die Darstellung der Mitochondria wurde vor allem mit Eisenalizarin-Kristallviolett nach Benda gefärbt.

Die Schnitte der nach Golgi mit Arsensilber imprägnierten Embryonen endlich wurden nach Veratti (siehe Golgi [39]) vergoldet und gebleicht und mit Karmalaun nach einem Rezept, welches R. Krause in seinem vortrefflichen „Kursus der normalen Histologie“ gibt, nachgefärbt.

III. Die Beziehungen der Urgeschlechtszellen zu den benachbarten Geweben.

In den folgenden Untersuchungen wurden nur solche Zellen berücksichtigt, welche ohne jeden Zweifel Urgeschlechtszellen waren. Ich benutze diesen letzteren Namen, da er der allgemein

landläufige ist, ohne damit behaupten zu wollen, dass der Nachweis der Kontinuität mit den Ei- und Samenzellen bisher einwandfrei erbracht ist.

Eine Urgeschlechtszelle ist während der hier berücksichtigten Embryonalperiode sehr leicht zu erkennen durch die Grösse des Zelleibes und die entsprechende Grösse des Kernes. Die Unterscheidung unzweifelhafter Urgeschlechtszellen von anderen Gewebszellen hat mir in diesem Entwicklungsstadium nie Schwierigkeiten bereitet, die Lage im Gewebe und vor allem die Eigenarten des Baues, von denen weiter unten die Rede sein wird, lassen sie, wenigstens in guten Präparaten, leicht erkennen. Es kommt dann nur bei Anwendung gewisser Techniken vor, dass man zweifelhaft ist, ob man es wirklich mit einer Urgeschlechtszelle zu tun hat.

Wie ich vorher erwähnte, zweifelt Minot (66) bei Selachiern die spezifische Natur der als „Ureier" beschriebenen Zellen an und bringt ihre Grösse mit Vorbereitung zur Teilung in Zusammenhang. Ich glaube, dass dies letztere beim Hühnerembryo nicht in Betracht kommen kann, denn eine der ungemein seltenen Mitosen einer Urgeschlechtszelle ist in der Regel von so auffallender Grösse, dass sie mit den Teilungsfiguren einer anderen Zellart nicht zu verwechseln ist. Genauere Maße von Urgeschlechtszellen ergeben sich aus der Tafel. Dort ist den Figuren ein Maßstab beigefügt, welcher genau in der gleichen Vergrösserung eingezeichnet wurde. Der Abstand zwischen zwei Teilstrichen entspricht einem Mikron.

Ich möchte besonders hervorheben, dass die Einzelheiten im Bau sich während der hier berücksichtigten Bebrütungszeit nicht ändern, die Urgeschlechtszellen von der Mitte des 3. bis zur zweiten Hälfte des 4. Tages bieten cytologisch stets das gleiche Bild.

Was ihre Lage im Embryo während dieser Periode betrifft, so kann ich die Angaben von Rubaschkin (83) im allgemeinen bestätigen. In der Mitte des 3. Tages liegen sie fast alle in der Visceralplatte des Mesoderms, am Anfang des 4. Tages findet man die Mehrzahl in der Gegend des Cölomwinkels, wo das viscerale Blatt des Mesoderms in das parietale übergeht, sowie medial vom Wolffschen Körper, nur wenige befinden sich dann noch im visceralen Blatt. Am Ende des 4. Tages hat die grosse

Mehrzahl die Genitalregion erreicht. Die kraniale Grenze ihrer Ausbreitung entspricht etwa der Einmündung der Arteriae omphalomesentericae in die Aorta. Noch weiter kranialwärts trifft man sie nur äusserst spärlich an.

Mir ist besonders aufgefallen, dass die Urgeschlechtszellen vielfach in kleinen Gruppen oder Nestern auftreten. In Querschnittserien wechseln vielfach Schnitte mit ganzen Gruppen von Urgeschlechtszellen mit solchen ab, in denen sie nur spärlich vertreten sind. Auch in Sagittalserien findet man entsprechende Bilder. Ich möchte diesem Befund einstweilen noch keine grössere Bedeutung beimessen, da der Stand unseres Wissens noch lange nicht erlaubt, eine metamere Entstehung zu behaupten.

Die in der Visceralplatte des Mesoderms liegenden Urgeschlechtszellen grenzen, wenn Fixierung und Einbettung gut sind, nie direkt an das Cölom an. Sie sind von den langgestreckten Cölomepithelzellen eng umschlossen und überlagert. Diese sind zum Teil über die Zelleiber der Urgeschlechtszellen hinübergebogen, so dass ihre an das Cölom angrenzenden Enden zusammenschliessen und erstere vom Cölom trennen. So kommt es, dass man auf Schnitten in der Regel zwischen Urgeschlechtszellen und Cölom die abgeschnittenen Enden von Epithelzellen findet (vergl. Fig. 1).

Es ist bekannt, dass diese rundliche Kuppen am Ende besitzen. Heidenhain und Cohn (44) halten dieselben für ein Kunstprodukt, erklären, dass dadurch die Centralkörperchen, welche in oder an der Grenze der Kuppe liegen, aus ihrer natürlichen Lage gebracht seien und infolgedessen nicht immer dem Spannungsgesetze Heidenhains zu gehorchen schienen. Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschliessen, vielmehr halte ich glatte Konturen der Epitheloberfläche für artificiell, denn gerade in den am besten fixierten und in Celloidin oder Celloidin-Paraffin eingebetteten Präparaten treten die Kuppen am schönsten hervor. Ich verweise hierzu auf Fig. 1, welche einen genau gezeichneten Schnitt durch die Visceralplatte eines mit modifizierter Hermannscher Flüssigkeit fixierten und in Celloidin-Paraffin eingebetteten Embryos darstellt.

Bei dieser Fixierung treten die von Heidenhain und Cohn (44) bereits abgebildeten Schlussleisten bei Eisenhämatoxylinfärbung besonders schön hervor. Es ist überhaupt erstaunlich,

wie weitgehend differenziert ein Oberflächenepithel bei einem Embryo von der Mitte des 3. Bebrütungstages schon ist.

Die Urgeschlechtszellen haben eine rundliche oder ellipsoide, resp. eiförmige Gestalt. Morphologische Anzeichen von amöboider Beweglichkeit, wie sie Rubaschkin bei Vögeln und Säugern, Beard und andere bei Selachiern annehmen, habe ich nicht konstatieren können. Wenn der Zelleib gelegentlich eine Ausbuchtung zeigt, so rührt dies meiner Ansicht nach stets daher, dass benachbarte Zellen einen Teil des Zellkörpers zusammenpressen. Man begegnet zuweilen Bildern, wo benachbarte Zellen geradezu als Hüllzellen erscheinen.

Überhaupt macht die Visceralplatte mitsamt den darin liegenden Urgeschlechtszellen zu sehr den Eindruck eines geschlossenen Ganzen, als dass man aktive Vorwärtsbewegung derartig grosser Zellen sich darin vorstellen könnte.

Die Frage der amöboiden Beweglichkeit halte ich für einen wichtigen Punkt, da eine derartige Eigenschaft für eine grosse Selbständigkeit der Urgeschlechtszellen gegenüber den Keimblättern sprechen würde. Bei den Geschlechtszellen einiger Wirbelloser, vor allem der Cölenteraten, ist sie ja seit langem bekannt.

Ich bin der Meinung, dass die Urgeschlechtszellen des Huhnes nicht amöboid beweglich sind und schliesse mich der Ansicht von Nussbaum (68) an, nach welcher ihre Einschleppung in die Genitalregion zusammenhängt mit der Verschiebung ganzer Gewebskomplexe der Splanchnopleura, verursacht durch den Schluss der Darmrinne und die Bildung des Mesenteriums. Ich möchte bei dieser Gelegenheit auf das interessante und noch unaufgeklärte Problem der Verschiebung der Keimblätter gegeneinander während der ersten Entwicklungsprozesse hinweisen. Ein grosser Teil der Visceralplatte scheint mir allmählich um den Cölomwinkel herumzurücken, was man an der Lage der Urgeschlechtszellen, welche man bei diesem Verschiebungsprozess als Markiersteine betrachten kann, erkennt.

Hierbei scheinen hin und wieder Urgeschlechtszellen passiv in die tiefer liegenden Partien des Mesenchyms geschoben zu werden, von wo sie später bis in die Retroperitonealregion vor der Aorta gelangen können. Ich glaube also nicht, dass die Lage in der Tiefe des Mesenteriums und vor der Aorta eine Etappe der Wanderung ist, die Rubaschkin annimmt, sondern viel-

mehr, dass die Urgeschlechtszellen, soweit sie vereinzelt in der Tiefe des Gewebes liegen bleiben und nicht wieder durch Wachstums- und Verschiebungsprozesse der umliegenden Zellkomplexe in das Epithel zurückgeschoben werden, zugrunde gehen.

Sie können dann gelegentlich zu geradezu abenteuerlicher Grösse heranwachsen. Ich verweise hier auf Fig. 16, welche eine Zelle darstellt, die retroperitoneal direkt an der Aorta lag. Es handelt sich vermutlich bei diesem Degenerationsprozess um pathologisches Kernwachstum, wie man es u. a. bei Infusorien während der Depression vielfach beobachtet hat. Ich ziehe die Protozoen zum Vergleich heran, da wir es bei den Urgeschlechtszellen mit Zellen zu tun haben, welche ausserordentlich unabhängig vom umliegenden Gewebe sind. Die pathologische Grösse des Kernes scheint gelegentlich mehrfach aufeinanderfolgende Zellteilungen zu verursachen, denn bei etwas älteren Embryonen traf ich gelegentlich kleine Nester von unzweifelhaften Urgeschlechtszellen im Mesenterium und vor der Aorta an. Ich möchte hier kurz an die Theorie von Beard erinnern, welche die Entstehung von Teratomen mit verschleppten Urgeschlechtszellen in Verbindung bringt, ohne aber für sie einzutreten.

Dass Urgeschlechtszellen in grosser Zahl zugrunde gehen, wird von Beard und manchen anderen behauptet. Wir hätten es dann hier mit einem der in der Literatur vernachlässigten, normalen Involutionsprozesse während des frühen embryonalen Lebens zu tun.

IV. Der feinere Bau der Urgeschlechtszelle.

A. Der Kern.

Bei der heutzutage so vielfach verbreiteten Ansicht, dass allein der Kern der Träger der Vererbung sei, — ich nenne hier nur die Namen Weismann und O. Hertwig — könnte es einen fast Wunder nehmen, wie wenig, und, mit einigen Ausnahmen, mit wie geringem Erfolge, bisher der Kern der Keimbahnzellen untersucht worden ist. Besonders auffallend ist dies, wenn wir an die fast unübersehbare Literatur denken, welche dieses Problem in der Erforschung der Spermio- und Ovogenese gezeitigt hat.

Der erste und berühmteste Erfolg in dieser Richtung war die Entdeckung der Chromatindiminution durch Boveri (19, 21).

welche ein schlagender Beweis für die Weismannsche Keimplasmatheorie zu sein schien.

Diesem aufsehenerregenden Befunde folgte aber die Enttäuschung auf dem Fusse, als man fand, dass die Chromatindiminution kein allgemein gültiges Prinzip darstellt, sondern dass sie in ähnlicher Form nur noch bei einigen anderen Nematoden vorkommt. Ausserdem entdeckte Giardina in der Ovogenese von Dyticus Chromatinverhältnisse, welche man mit Boveris Befunden in Verbindung bringen kann. In neuerer Zeit behauptete dann noch Kahle (52), dass bei Cecidomyia nur die Urgeschlechtszellen das volle Chromosomenmaterial besässen.

Dieses eigenartige Verhalten der chromatischen Substanz wird von den Autoren in verschiedener Weise erklärt. Die Chromosomenenden bei Ascaris, welche in den Somazellen abgestossen und im Plasma aufgelöst werden, in den Keimbahnzellen dagegen erhalten bleiben, sollen nach Boveri aus „Geschlechtschromatin" bestehen. Nach Goldschmidt (36) dagegen aus „Trophochromatin". Ebenso soll der Giardinasche Ring bei Dyticus nach Goldschmidt einem „somatischen Kern" entsprechen, welcher nachher mit der starken Dotterbildung in Beziehung stehen soll. Hier taucht also — das möchte ich hervorheben — die Idee auf, die besondere Konfiguration der chromatischen Substanz in den Keimbahnzellen mit den besonderen Stoffwechselverhältnissen, welche in diesen statthaben müssen, in Verbindung zu bringen. Dieser Punkt kommt, wie ich jetzt schon vorwegnehmen möchte, für die Chromatinverhältnisse, die man in den Urgeschlechtszellen des Huhnes findet, in Betracht.

Auch in den Keimbahnzellen von Cyclops beschreibt Haecker (41, 42) ein eigenartiges Verhalten des Chromatins, welches neuerdings von Haeckers Schüler Amma (5) bestätigt wurde: die chromatische Substanz ist innerhalb der Kernmembran in Form von zwei Knäueln angeordnet. Die Kerne überdauern in diesem Zustande das Nauplius- und Larvenstadium, bis aus den Urkeimzellen die Gonade entsteht.

Diesen Befund führt Haecker zugunsten der auf van Beneden fussenden, später besonders auch von Rückert (86) formulierten Lehre von dem Getrenntbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz zurück. Die „Gonomerie" kommt auch in den jungen Furchungszellen von Cyclops in der zwei-

teiligen Beschaffenheit der Kerne zum Ausdruck (Rückert [86]), (Haecker [41, 42]).

Fick (33), der bekanntlich allen derartig weittragenden Deutungen mit äusserster Skepsis gegenübersteht, erklärt das Verhalten der Furchungskerne als bedingt durch unharmonische Funktion dieser Gebilde, welche noch an der Entstehung aus zwei Kernen „leiden". Über die Gonomerie in den Urkeimzellen äussert er sich nicht näher. Der Gedanke von Haecker, dass die Gonomerie auch in dem symmetrischen Auftreten von zwei Nukleolen zum Ausdruck komme, wird gelegentlich von O. Hertwig (49, S. 319) zurückgewiesen.

Bei den Urgeschlechtszellen der Wirbeltiere wurde der Kern bisher eigentlich kaum zur Rückverfolgung der Urgeschlechtszellen benutzt, da keiner der Autoren prinzipielle Unterschiede von denjenigen der Körperzellen fand, mit Ausnahme von Beard, der Kerne der Urkeimzellen gewisser Selachier in jungen Stadien an ihrer „Zwillingsform" erkennt (12).

Rubaschkin (83) beschreibt die Urgeschlechtskerne beim Hühnerembryo als gross und blasenförmig. Sie sollen ein oder mehrere Kernkörperchen besitzen, von denen dünne Achromatinfäden, mit kleinen Chromatinkörnern besät, zur Peripherie strahlen.

Ich schildere zunächst das Bild, das uns nach Färbung mit Eisenhämatoxylin und mit basischen Farbstoffen entgegentritt, werde es dann mit entsprechenden Befunden anderer Autoren vergleichen und werde schliesslich über die Ergebnisse mit dem Ehrlich-Biondischen Gemisch berichten, zu dessen Benutzung mich vor allem die jüngst erschienenen, schönen Untersuchungen von G. Retzius (80) anregten.

In dem Kern einer mit Eisenhämatoxylin gefärbten Urgeschlechtszelle ist die färbbare Substanz meistens zu zwei unregelmässigen, schwarz gefärbten Massen zusammengeballt, von welchen dünne, bei genügender Differenzierung schwach graue, Gerüstfasern zu der deutlich hervortretenden Kernmembran strahlen. Auf diesen Gerüstfasern trifft man hin und wieder ein schwarzes Korn. Ich möchte hier gleich vorwegnehmen, dass ich die vorher erwähnten schwarzen Massen nicht für echte Nukleolen halte, sondern für das eigentliche Chromatin des Kernes. Echte Nukleolen kommen gelegentlich im Inneren dieser chromatischen Massen vor, wie die Färbung nach Ehrlich-Biondi ergibt, bilden

dann aber nur einen kleinen Teil von ihnen. Im Eisenhämatoxylinpräparat sind sie nicht zu erkennen.

Was mich zuerst zweifelhaft machte, ob die schwarz gefärbten Gebilde ganz aus Nukleolarsubstanz beständen, war ihre eigenartige Gestalt: die Umrisse sind ganz unregelmässig, nach allen Seiten hin ragen Zacken und Schleifen daraus hervor (vergl. Fig. 1, Uz 4). Ganz ausserordentlich häufig ist mit grösster Deutlichkeit zu erkennen, dass die ganze Masse aus zum Teil verklebten, kleinen Klumpen zusammengesetzt ist. Ich bitte, hierzu Fig. 1 (Uz 1 und 4) zu betrachten, welche genau mit dem Zeichenapparat entworfen wurde. Ich habe besonderen Wert darauf gelegt, die Kernformen aufs genaueste wiederzugeben.

Wir haben es hier mit „Nukleoles-noyaux“ nach Carnoys Nomenklatur zu tun, wie sie häufig bei niederen Pflanzen und Tieren, z. B. bei Actinosphaerium vorkommen (Heidenhain [46]).

Die einzelnen Brocken, welche die schwarzen Massen zusammensetzen, spreche ich in der Hauptsache als Chromosomen an. Verhältnismässig häufig können sich diese im Kernraume verteilen, wie Fig. 2 und 3 zeigen. Um Vorbereitung zur Kernteilung kann es sich hier nicht handeln, die in Fig. 2 und 3 gezeichneten Bilder, sowie die vielen Übergangsstadien, die sie mit solchen, in denen das Chromatin zwei einheitliche Massen bildet, verbinden, sind im Verhältnis zu der grossen Seltenheit von Kernteilungsbildern viel zu häufig.

Wie verhalten sich nun dazu, vom gleichen Gesichtspunkt aus betrachtet, die umliegenden Mesodermzellen? Auch hierfür verweise ich auf Fig. 1. Der Embryo, von dem dieser Schnitt stammt, war 6 Tage lang mit der modifizierten Hermannschen Flüssigkeit behandelt worden. Wenn man die Differenzierung mit Eisenalaun weit genug treibt, erscheinen die Nukleolen der Mesodermzellen als mattgelblich gefärbte, ovale Gebilde mit glatter Oberfläche, welche mit einem schwarzen, an der Peripherie nicht immer ganz glatten Ring umgeben sind. Derartiges ist mir in den Urgeschlechtszellen nie zu Gesicht gekommen. Auch dort treten, wenn auch nicht immer, Nukleolen auf, wie die weiter unten zu besprechende Biondifärbung an anderen Embryonen ergibt, dieselben sind aber im Verhältnis zu den Chromatinmassen klein. In mit Safranin gefärbten Schnitten sind

die Nukleolen der Mesodermzellen leuchtend rot, während das Chromatin der Urgeschlechtszellen sich davon durch seine mattrote Tinktion abhebt. Dass echte Nukleolen von einer chromatischen Schale umgeben sein können, finde ich auch bei Heidenhain (46). Von dort liesse sich auch eine Erklärung hernehmen, woher es kommt, dass die Nukleolen der Mesodermzellen im Verhältnis zu der Kerngrösse so viel voluminöser sind, als in den Urgeschlechtszellen. Heidenhain setzt die Menge der Nukleolarsubstanz zum Wachstum und zur Assimilation des Kernes in Beziehung, welche nach der Mitose in diesem statthaben. Dabei soll bei Anreicherung des Kernes an phosphorhaltigen Gruppen Eiweiss frei werden, welches in der Hauptsache die Nukleolarsubstanz bildet. Man könnte die Grösse der Nukleolen der Mesodermzellen also einfach durch die an diesen stattfindenden häufigen Teilungen erklären. Die Kleinheit und Inkonstanz der Nukleolen in den Urgeschlechtszellen wäre dann eine der Eigenarten, welche von der Tatsache herrühren, dass sie in der Regel nicht in Teilung treten.

Wie kann man nun die Chromosomenerhaltung in diesem Falle erklären? Ich schliesse mich Fick an (33), welcher, als bekannter Gegner der Individualitätshypothese, doch der Ansicht ist, dass ausnahmsweise zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen die Chromosomen wirklich erhalten bleiben können, z. B. zwischen den beiden Reifungsteilungen der Geschlechtszellen. Er fährt dann fort: „Es ist nun aber gewiss logisch berechtigt, anzunehmen, dass in der Natur alle Übergänge zwischen der vollkommenen Permanenz und der vollkommenen Auflösung in ein wirkliches Ruhenetz vorkommen. Im einen Fall sind eben intensive, chemische und physikalische Umwandlungen der „chromatischen Substanz“ nötig, im anderen aber nicht“.

Mit Recht betont auch C. Rabl (79), dass wir zwischen dem Chromatin des „ruhenden“ Kernes und dem umliegenden Plasma rege Wechselwirkungen annehmen müssen, erwähnt bei der Gelegenheit auch einen Satz von Boveri (20), dass die Form, in welcher die chromatische Substanz während der Mitose auftritt, eigentlich ihre Ruheform ist.

Da die Urgeschlechtszellen des Hühnchens am 3. und 4. Bebrütungstage weder eine ausgesprochene Funktion zu haben scheinen, noch in der Regel in Teilung treten, wobei ja eine

starke Vermehrung des Chromatins eintreten müsste, dürfen wir annehmen, dass der in ihnen stattfindende Stoffwechsel, und damit auch die zwischen Kern und Plasma auftretenden Wechselwirkungen, von träger Natur sind. Dass diese nicht ganz sistieren, ergeben meiner Ansicht nach die Bilder, welche man mit der Biondifärbung erhält, wie ich weiter unten ausführen werde. Natürlich wird in den Zellen ein grosser Energievorrat aufgespeichert sein, denn nach dem 5. Tage kommt eine starke Teilungsfähigkeit zum Ausdruck. Ob diese Aufspeicherung bei der „Absonderung" der Urgeschlechtszellen bereits stattfindet, oder ob sie während der verhältnismässig langen Zeit, in welcher die Zellen unverändert sind, allmählich zustande kommt, wird sich mit einiger Wahrscheinlichkeit erst entscheiden lassen, wenn die cellulären Vorgänge, welche sich bei dieser „Absonderung" abspielen, genau erforscht sind.

Wir haben hier tatsächliche Erhaltung der Chromosomen vor uns, deren Möglichkeit selbst Fick (33), wie oben erwähnt, als Ausnahme zugibt, und für welche ich eine Erklärung durch Annahme träger Wechselbeziehungen zwischen Kern und Plasma gegeben zu haben glaube.

Ich bin der Ansicht, dass man auch die Kernbefunde, welche Haecker in den Keimbahnzellen von Cyclops erhob, eventuell in gleicher Weise würde deuten können. Denn auch bei diesen Zellen sistiert die Teilung lange Zeit. Unerklärlich bleibt mir nur das symmetrisch-doppelte Auftreten der chromatischen Substanz, welches auch in den Urkeimzellen des Huhnes in der Regel zum Ausdruck kommt. Wie ich bereits oben erwähnte, erklärt Haecker auch die Doppelzahl der Nukleolen in den somatischen Zellen aus seiner Gonomerielehre.

Auch die Kerne der Mesodermzellen des Hühnerembryos besitzen, wie es wohl bekannt sein dürfte, zum grossen Teil paarige Nukleolen, von denen jede von einer chromatischen Schale umgeben ist. Wenn wir die Grössenverhältnisse der Urgeschlechtszellen- und der Mesodermzellenkerne in Betracht ziehen, so ist der relative Unterschied gar kein so sehr grosser. Der Hauptunterschied liegt in der Anordnung des Chromatins. Die Kerne der somatischen Zellen teilen sich häufig, infolgedessen müssen die Wechselwirkungen mit dem Plasma, welche für das Wachstum der chromatischen Substanz als notwendig zu

erachten sind, besonders intensiv sein. Alles Chromatin wird dazu gebraucht, daher kann es nicht in Form von Chromosomen, also in „Ruheform", auftreten.

Dass in den Urgeschlechtszellen nicht alles Chromatin in den Chromosomen angehäuft ist, ergibt sich vor allem aus Präparaten, welche nach Ehrlich-Biondi gefärbt sind. Bevor ich hierauf näher eingehe, möchte ich kurz auf eine Beobachtung von Born (18) hinweisen, welcher in der Ovogenese von Triton den bekannten Fadenknäuel beschreibt, aber dabei betont, nicht alle färbbare Substanz sei in den Fäden konzentriert. Also auch hier ein Beispiel für die Möglichkeit, dass physiologisch tätiges und untätiges Chromatin, äusserlich unterscheidbar, in demselben Kerne vorkommen können.

Die neuen biologischen Untersuchungen von G. Retzius (80) veranlassten mich, das Ehrlich-Biondische Farbgemisch auf die Urgeschlechtszellen anzuwenden. Es war eine längst bekannte Tatsache, dass sich in Kernen, welche nicht in Teilung treten, das Chromatin nach Biondi rot färbt, während es sonst in der Regel das Methylgrün des Gemisches aufnimmt. Bekannte Beispiele dafür sind die Kerne der Ganglienzellen und der tierischen Eizellen (Magnus [59]).

Ein weiteres, sehr instruktives Beispiel erwähnt Heidenhain: Die Kerne im Oberflächenepithel des Urodelendarmes, welche sich nicht mehr zu teilen pflegen, färben sich fast ganz rot, oxychromatisch, während diejenigen im Keimlager, wo man viele Mitosen findet, grünblaue Färbung annehmen, also sich basichromatisch tingieren.

Der Grund ist darin zu suchen, dass, wie Heidenhain schreibt, „die Affinitäten der chromatophilen Mikrosomen der Kerngerüste gegenüber den basischen und sauren Anilinfarbstoffen sich nach gewissen physiologischen Zuständen des Kernes oder der Zellen regulieren, in betreff deren wir bisher eine genauere Einsicht noch nicht haben".

Die Farbreaktion ist jedenfalls durch den Phosphorgehalt der betreffenden chromatischen Substanzen bedingt, denn nach Lilienfeld ([58], zitiert von Retzius) nimmt Eiweiss das Fuchsin, Nukleinsäure das Methylgrün auf. Während der Vorbereitung zur Teilung schwindet das Oxychromatin völlig, um nachher in den Tochterkernen neu gebildet zu werden (Heiden-

hain [46]). Die Chromosomen, welche das Methylgrün am reinsten aufnehmen, müssen einen besonders hohen Gehalt an Nukleinsäure besitzen.

Es scheint nach neueren Untersuchungen aber noch ein wichtiger Faktor hinzuzutreten: Unna (93) ist der Ansicht, dass das Methylgrün nur die sauren „Sauerstofforte" der tierischen Gewebe färbe. Er setzt hinzu: „Es ist nur eine hübsche Bestätigung von der negativen Seite her, dass es eine Kernart im tierischen Organismus gibt, welche keinen freien Sauerstoff enthält (da er ihm wahrscheinlich kontinuierlich vom Protoplasma entzogen wird), nämlich die Ganglienkerne, und dass diese sich (Mosse, Unna) nicht mit Methylgrün und auch nicht mit Rongalitweiss färben." Das Methylgrün, welches speziell die Nukleinsubstanzen färbt, soll nach Unna durch den freien Sauerstoff des „Sauerstoffortes" nicht verändert, sondern nur vor Entfärbung geschützt werden.

Wenn ich Unna recht verstehe, gehört also zu den Aufnahmebedingungen für Methylgrün durch Gewebselemente erstens Gehalt an Nukleinsubstanzen, und zweitens Vorhandensein von freiem Sauerstoff.

Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, ist ein Befund von Retzius (80) interessant, wonach sich die Kerne der jüngsten Entwicklungsstadien von Ascaris während des Ruhestadiums stets rot und nur während des Spindelstadiums grünblau färben. Etwa vom Blastulastadium ab schlägt die Reaktion plötzlich um: Die Kerne färben sich von nun ab, ebenso wie es in älteren Geweben die Regel ist, grünblau. Demnach muss der Kernchemismus in den jüngsten Embryonalzellen ein anders gearteter sein, als in älteren. Nach den Unnaschen Ergebnissen zu schliessen, muss wohl der Sauerstoff eine Rolle dabei spielen, denn ein so plötzlicher Umschwung in der chemischen Zusammensetzung des Chromatins selber ist wohl kaum anzunehmen.

Ich habe diese Frage ausführlicher erörtert, weil bei unserem Objekt die Färbung nach Ehrlich-Biondi ergab, dass sich die Kerne der Urgeschlechtszellen ausschliesslich rot, diejenigen der Mesodermzellen dagegen teils rot, teils grünblau färben. In letzteren werden die Nukleolen ganz dunkelrot, mit einer violetten Nuance, die chromatische Schale scheint aus Oxychromatin zu bestehen. Dagegen zeigen Gerüstwerk und Kernmembran sich

dicht besetzt mit grünblauen Chromiolen. Hiermit stimmt eine Angabe von Heidenhain (46) überein, wonach das Biondi-Gemisch die Kügelchenstruktur gut färbt, im Gegensatz zum Eisenhämatoxylin.

Auch in den Urgeschlechtszellen treten die Chromiolen, welche hier Oxychromiolen sind, schön hervor. Ich bitte, hierzu Fig. 7 zu betrachten, welche nach einem Schnitt durch einen 73 Stunden bebrüteten Embryo gezeichnet ist, der mit frisch angesetzter 4 proz. Sublimatlösung fixiert wurde. Sublimat-Eisessig (Fig. 6) fixierte die Chromiolen schlecht, so dass man nur faseriges Gerüstwerk sieht.

Schnitte von dem erstgenannten Embryo zeigen dementsprechend nach der Färbung mit Hämatoxylin nach Delafield, wie zu erwarten war, in den Kernen der Mesodermzellen die basophilen Chromiolen gefärbt, während man die oxyphilen der Urkeimzellen wohl nur als sich kaum abhebende Pünktchen erkennt, wenn man die Biondibilder gesehen hat

Ich bin in der Literatur keinerlei entsprechenden Angaben begegnet, bis auf eine von Allen (1) herrührende, wonach das chromatische Netzwerk in Urgeschlechtszellen von Säugern verschieden ist vom „granulierten Chromatin“ der umliegenden Zellen.

Bei der Biondifärbung begegnet man öfters inmitten der verbackenen Chromatinmassen der Urgeschlechtszellen einem oder zwei Nukleolen, welche rotviolett tingiert sind. Dieselben zeigen auch bei Delafieldfärbung dunklere Farbe.

Woher kommt es nun, dass die Urgeschlechtszellen diese Eigenarten bei der Biondifärbung zeigen? Liegen die Gründe in dem Ausbleiben von Zellteilung, entsprechend den Erscheinungen bei der ausgewachsenen Ganglienzelle, oder haben wir hier primitive Charaktere vor uns, deren Besitz verschiedene Autoren von den Keimbahnzellen behaupten? Bevor man das letztere annimmt, müsste erst der Nachweis erbracht werden, dass sich die Kerne der Furchungszellen beim Huhn der Biondifärbung gegenüber in gleicher Weise verhalten, wie die jüngsten Kerne von Ascaris.

Einstweilen möchte ich für die Auffassung plädieren, dass das Ausbleiben von Zellteilung die Ursache ist. Falls bei den Urgeschlechtszellen der Vögel seit der Zeit ihrer „Absonderung“ von Furchungszellen, wie sie manche Forscher, entsprechend ähnlichen Verhältnissen bei verschiedenen Wirbellosen, theoretisch

annehmen, die Teilungen, wie bei den Copepoden, wirklich ausbleiben, besässen wir in der Färbung nach Ehrlich-Biondi ein wichtiges Mittel zu ihrer Rückverfolgung.

B. Das Protoplasma.

1. Allgemeines.

Während verhältnismässig nur wenige von den Forschern, welche die Keimbahn von Wirbellosen studierten, die Struktur des Kernes als Erkennungszeichen für die Rückverfolgung der Urkeimzellen benutzten, haben spezielle Strukturen und Einschlüsse des Protoplasmas dieser Zellen seit langem die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt.

Bedauerlicherweise fassen viele Zoologen derartige Gebilde noch immer unter dem Namen „Keimbahnchromidien" zusammen. Der Begriff Chromidium, den R. Hertwig seinerzeit in einer Reihe von klassischen Arbeiten aufstellte und aufs Exakteste definierte, ist ja leider nachgerade von vielen Zoologen zu einem Sammeltopf gemacht worden, in den alle plasmatischen Differenzierungen hineingesteckt werden, die man anderweitig nicht unterzubringen weiss.

Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, näher auf diese Frage einzugehen. Die Entscheidung, welche als Chromidien in Metazoenzellen beschriebenen Strukturen wirklich aus dem Kerne stammen, — das ist bekanntlich das Charakteristikum eines Chromidiums — und welche nicht, lässt sich nur auf Grund exakter technischer Nachprüfungen am selben Objekt fällen. Nur wenn Autoren, wie z. B. Goldschmidt (36) und Popoff (77) die Mitochondrien und den inneren Netzapparat direkt aus dem Kern stammen lassen und daher als verschiedene Formen der Chromidien hinstellen, so ist das entschieden zurückzuweisen. Der Chromidialbegriff ist von seinem Urheber scharf umgrenzt. Dass Kern und Plasmastrukturen, wie z. B. die Mitochondrien, sich indirekt beeinflussen können (vergl. hierzu van der Stricht [91]), ergibt sich aus der einfachen Tatsache, dass eine Zelle eben ein geschlossenes, physiologisches Ganzes darstellt, dessen funktionierende Teile sicherlich Wechselwirkungen aufeinander ausüben. Davon sind aber die genetischen Beziehungen streng zu trennen.

Ich will hier nur daran erinnern, das keine geringeren als Benda (14) und Golgi (40), welche unsere Kenntnis der Plasma-

strukturen durch ihre Entdeckungen der Mitochondrien einerseits, des inneren Netzapparates andererseits, um einen gewaltigen Schritt förderten, beide den Gedanken, die von ihnen beschriebenen und benannten Strukturen könnten chromidialer Natur sein, entschieden ablehnen.

Die Natur der die Keimbahnzellen bezeichnenden Plasmaeinschlüsse bei manchen Wirbellosen ist zum Teil sehr rätselhaft.

Vor zwei Jahren hat Buchner (22) die Formen zusammengestellt, bei denen solche Gebilde vorkommen. Seine Arbeit diente mir als Leitfaden für die diesbezügliche Literatur. Er stellt die Möglichkeit hin, dass alle „Keimbahnchromidien" stets auf zwecks Ernährung ins Ei aufgenommene Nährzellen zurückzuführen seien und prägt dafür den Namen „trophogame Keimbahnbestimmung".

Dass eine durch „Trophogamie" aufgenommene Nährzelle die ersten Keimbahnstadien bezeichnen kann, ist ja längst bekannt. Zuerst wurde sie wohl von Weismann und Ishikawa (96) bei Moina und Daphnia beschrieben, dann fand man sie ausser bei anderen Entomostraken noch bei Cölenteraten und bei Sagitten (22). Nun ist Buchner geneigt, auch andere im Eiplasma gefundene rätselhafte Körper als verschiedene Degenerationsstufen von Nährzellen, resp. von deren Kernen, aufzufassen, so unter anderem den wurstförmigen Körper im Ei von Chironomus, welcher bei der Furchung in die „Polzellen", wie man einen gewissen Komplex von besonderen Zellen nennt, die den Keimbahnzellen entsprechen, gelangt, wie Balbiani (6) und Ritter (82) fanden, und Hasper (43) im letzten Jahre bestätigen konnte. Selbst Haeckers „Ektosomen" (42) hält Buchner für das Degenerat einer aufgenommenen Zelle. Ich habe diese Gesichtspunkte hier aufgezählt, da manche von ihnen weiter unten für Vergleiche mit den Plasmadifferenzierungen, die ich in den Urgeschlechtszellen des Huhnes fand, in Betracht kommen werden. Ich möchte bei dieser Gelegenheit der Ansicht Ausdruck geben, dass man überhaupt in Keimbahnuntersuchungen bei Wirbeltieren sich nicht auf diese Klasse beschränken darf, sondern auch die Wirbellosen zur Diskussion heranziehen muss, damit ein umfassender Gesichtspunkt gewahrt bleibt.

Bei den Urgeschlechtszellen der Wirbeltiere sind bisher, soweit ich die Literatur kenne, ausser von Rubaschkin (85)

und Tschaschin (92), deren Angaben im Kapitel über die Mitochondria berücksichtigt werden sollen, bisher keine speziellen Plasmastrukturen beschrieben worden.

Was den Protoplasmabau im allgemeinen anbelangt, so wird verschiedentlich auf dessen helles Aussehen und seine geringe Färbbarkeit hingewiesen. Felix (31) spricht bei denjenigen der Salmoniden, Rubaschkin (84) bei Säugetieren, von feinkörnigem Aussehen.

Bei den Urgeschlechtszellen des Huhnes hebt sich ihr Plasma, vor allem nach Fixierung mittelst Hermannscher Lösung, welche ja bekanntlich Plasmastrukturen besonders gut zur Anschauung bringt, durch seine Helligkeit gegen dasjenige der umliegenden Zellen scharf ab (vergl. Fig. 1). Dies rührt daher, dass es einen ausgesprochenen wabigen Bau besitzt, wohingegen das Plasma der Mesodermzellen ein viel mehr homogenes und dichtes Aussehen darbietet.

Rubaschkin hebt hervor, dass man die Urgeschlechtszellen bei einigen Säugern nur dadurch von den grossen Lymphocyten unterscheiden könne, dass das Plasma der ersteren bei Färbung mit Eosin-Azur nach Fixierung mit Zenkerscher Flüssigkeit sich fast gar nicht oder nur schwach rotblau färbe. Beim Huhn erhielt ich bei gleicher Behandlungsweise ein entsprechendes färberisches Bild, nach Fixierung mit Hermannschem Gemisch und Färbung mit Eisenhämatoxylin stach das Plasma aber mindestens ebenso schön ab.

Eine Eigenart, die von vielen Autoren bei den Urgeschlechtszellen der Wirbeltiere hervorgehoben wird, ist ihr Dotterreichtum, welcher vielfach für die Hypothese, dass sie direkt von Furchungszellen abstammen, zum Beweis herangezogen wird, so z. B. von Beard (12) bei Selachiern. Auch Nussbaum fand beim Huhn den Dottergehalt erheblich, ebenso Rubaschkin und Tschaschin. Ersterer trifft, besonders bei der Fixierung in Zenker-Formol, in einigen Urkeimzellen „eine grössere oder geringere Menge Dotterkörner verschiedener Grösse“, die meisten sollen bei eben dieser Fixierung keine derartigen Gebilde aufweisen, „man entdeckt dann in den Zellen helle Höhlungen von verschiedener Grösse, die ihrer äusseren Form nach den Dotterkörnern entsprechen, weshalb ihr Protoplasma mehr oder weniger stark vakuolisiert erscheint“.

Ich kann dies letztere im allgemeinen bestätigen, ebenso Tschaschins (92) Angaben, dass nach Behandlung mit modifiziertem Flemmingschem Gemisch grosser Dotterreichtum zu konstatieren sei, nur kann ich nicht glauben, dass die von mir vorher erwähnte wabige Struktur allein durch die Negative von Dotterbestandteilen vorgetäuscht wird, vielmehr hat es den Anschein, als ob die Dotterschollen — von „Dotterplättchen", wie etwa in den Blastomeren vom Frosch, kann man hier eigentlich nicht reden — im Inneren präformierter Wabenwände lägen.

Eigentümlich ist es, wie verschieden sich die Dotterschollen in bezug auf die Reduktion der Osmiumsäure verhalten. Man trifft sowohl osmierte wie unosmierte in derselben Zelle nebeneinander.

Wenn man eine neue Zellart untersucht, so muss man auf folgende, im allgemeinen als ubiquitär angesehene, plasmatische Zellorgane Rücksicht nehmen: auf den Centrenapparat, die Mitochondria und den inneren Netzapparat (Golgi) oder das Binnennetz (Kopsch). Von besonderer Wichtigkeit ist dies, wenn es sich um Zellen handelt, aus denen, wenigstens mit grosser Wahrscheinlichkeit, die Geschlechtszellen hervorgehen, bei denen die wichtige Rolle dieser Zellorganellen durch die Forschungen der letzten Jahre immer mehr hervortritt. Dazu kommt, dass diese Strukturelemente nicht bei der Teilung zugrunde gehen, sondern als integrierende Organe auf die jungen Zellgenerationen verteilt werden und bei der Befruchtung mit der Samenzelle ins Ei gelangen. Auch von dem Binnennetz behauptet Perroncito, dass ein „Überrest" von ihm stets am kaudalen Ende des Samenfadenkörpers nachzuweisen sei

2. Der Centrenapparat.

Die Ubiquität dieses Gebildes wurde viel später entdeckt als diejenige des Kernes. Dass auch in den embryonalen Geweben Centralkörperchen vorkommen, wurde vor allem von Heidenhain und Cohn (44) gezeigt.

Zum Centrenapparat gehören auch die Sphären und, besonders in der Spermiogenese eine grosse Rolle spielend, die Idiozome. Auf diese beiden letzteren Gebilde brauche ich hier nicht näher einzugehen, da ich sie in den Urgeschlechtszellen am 3. und 4. Bebrütungstage nicht habe feststellen können.

In meiner vorläufigen Mitteilung über den Netzapparat unserer Zellen habe ich verschiedentlich von einer „Sphäre“ gesprochen. Es handelte sich dort um mit starker Flemmingscher Lösung und mit Eisenhämatoxylin behandelte Präparate. In diesen zeigte das die Centralkörperchen umgebende Plasma innerhalb des Binnennetzes eine dunklere Färbung, so dass ich diesen Bezirk für eine idiozomartige Bildung hielt. In Hermann- und Zenker-Formol-Präparaten ist mir nachher aber nie wieder ein entsprechendes Gebilde begegnet, so dass ich zu der Annahme berechtigt zu sein glaube, dass ich damals einem durch die berüchtigten Launen der Eisenhämatoxylintinktion veranlassten Irrtum zum Opfer gefallen bin. Ich glaube, dass die Nachbarschaft der Centralkörperchen und des Binnennetzes zu dem verlangsamten Ausziehen des Farbstoffes durch die Eisenalaunlösung in Beziehung stand.

Rubaschkin (83) konnte „Centrosomen“ in späteren Stadien sehr leicht in unserem Objekt konstatieren. Er fährt fort: „In den früheren Entwicklungsstadien aber, so lange die Zellen noch in der Visceralplatte liegen, lassen sich die Centrosomen nicht mit genügender Sicherheit nachweisen.“

Hin und wieder sind mir die ausserordentlich kleinen Centralkörperchen, auch am 3. Tage, in unzweifelhafter Weise vor Augen getreten. Am leichtesten erkennt man sie in nach Benda vorbehandelten und mit Eisenalizarin-Kristallviolett oder Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitten, wenn der Netzapparat die Form eines Ringes mit daran ansetzenden, feinsten Fasern besitzt. Inmitten dieser Konfiguration erkennt man sie leicht (Fig. 4 und 8). Wenn das Netzwerk dichter ist und vor allem die Fasern anders orientiert sind, kann man sie nicht mit Sicherheit von den optischen Querschnitten mancher Fäden unterscheiden. Auch nach Fixierung mit Zenker-Formol kann man sie gelegentlich mit Sicherheit erkennen, sie sind dann bei Eisenhämatoxylinfärbung von einem hellen Hof umgeben (Fig. 2).

In Hermann-Präparaten sind sie von kleinen, schwarzen Partikelchen im Plasma, welchen man öfters begegnet, nicht sicher zu unterscheiden.

Die Centralkörperchen scheinen in den Urgeschlechtszellen nur in der bekannten Doppelform vorzukommen, wie sie auch Rubaschkin (83, Fig. 9) abbildet. Ihre Lage in der Zelle ent-

spricht der von Heidenhain aufgestellten Regel: Sie liegen an „primärem Orte“, in dem „Radius vector der Zelle“, d. h. in einer durch die Mitte des Kernes und des breitesten Teiles des umgebenden Plasmamantels gezogenen Linie.

3. Die Mitochondria.

Die Mitochondrien wurden bekanntlich von Benda in Samenzellen entdeckt, nachdem La Valette St. George und Brunn (Benda [13]) sie schon früher zu Gesicht bekommen hatten, und in einer Reihe von klassischen Arbeiten näher beschrieben und erforscht. Nach ihm waren es besonders Meves und Duesberg, welche die Rolle der Mitochondrien in der Spermiogenese von Wirbellosen und Wirbeltieren ergründeten.

Benda, welcher sofort die weittragende Bedeutung seiner Entdeckung erkannt hatte, suchte und fand die Fadenkörner als erster auch in Eizellen und jungen Furchungszellen, sowie in verschiedenen Geweben des ausgewachsenen Körpers. Ihre Bedeutung in der Ovogenese wurde dann vor allem von van der Stricht und seiner Schule dargelegt, während ihre Entdeckung in Körperzellen, besonders in funktionell hervorragend tätigen Epithelien, eine wahre Hochflut von speziellen Arbeiten nach sich zog, aus welcher sich mehr und mehr ergab, dass die Mitochondrien integrierende, celluläre Organellen sind.

In embryonalen Zellen zur Zeit der Keimblätterbildung und Organentwicklung fand sie zuerst Meves, und zwar beim Hühnerembryo (64). Dieser Forscher nahm auch den zuerst von Benda ausgesprochenen Gedanken auf, dass die Mitochondrien oder „Chondriosomen“, wie er sie nannte, als Vererbungsträger in Betracht kommen könnten, da es als feststehend gelten konnte, dass diejenigen des Spermiums bei der Befruchtung, ebensogut wie der Kern, in die Eizelle gelangen.

Duesberg (27), welcher sie ungefähr gleichzeitig mit Rubaschkin (85) in den Embryonalzellen der Säuger beschrieb, versuchte dann den Nachweis zu erbringen, dass eine Kontinuität der Mitochondrien der Geschlechtszellen mit denjenigen der Zellen des Embryos bestehe.

Die Hypothese, dass die Fadenkörner Primitivorgane der Zelle seien, stösst bei manchen Forschern aber noch immer auf Widerstand. Ich erwähne hier nur die sicherlich nicht leicht

mit Stillschweigen zu übergehende Ansicht Prenants (78), welcher die Mitochondrien seinem „Protoplasma inférieur“ zurechnet, da sie dem Wechsel unterworfen seien, also keine Primitivorgane sein könnten. Als „Protoplasma supérieur“ bezeichnet er neuerdings vielmehr das undifferenzierte Plasma, welches er als das Substrat für die Funktionen der Zelle betrachtet.

Wenn man nicht die Ansicht Prenants teilt und bedenkt, dass die Mitochondrien bei der Zellteilung erhalten bleiben und sich auf die Tochterzellen verteilen, so dass sie von Zellgeneration zu Zellgeneration fortgeerbt werden, so muss man zugeben, dass ihr Verhalten in den Urgeschlechtszellen, vorausgesetzt, dass diese wirklich die Vorfahren der Keimzellen sind, von besonderem Interesse sein muss, denn dann wären deren Mitochondrien ja sozusagen die Stammeltern der gleichnamigen Gebilde in den Geschlechtszellen sowohl, wie in dem jungen Organismus, welcher aus diesem seinen Ursprung nimmt.

Rubaschkin (85) hat das Verdienst, als erster diesem Gedanken nachgegangen zu sein. Er fand, dass in den undifferenzierten Zellen von jungen Säugetierkeimen für die Chondriosomen die körnige Form eigentümlich sei, welche sich dann im Laufe der Entwicklung in die Kettenform, dann in die Stäbchen-, resp. Fadenform umwandle. Die Urgeschlechtszellen zeigen ihren primitiven Charakter darin, dass ihre Mitochondrien noch Körnchenform zeigen zu einer Zeit, wo die der Gewebszellen schon Faden- oder Stäbchengestalt besitzen.

Diesen interessanten Befund bewies derselbe Autor auf dem Anatomenkongress zu Leipzig 1911 durch schöne Präparate. Er konnte die Urgeschlechtszellen der Säuger durch Berücksichtigung dieses Merkzeichens weiter zurückverfolgen als irgend jemand vor ihm.

In bezug auf die Chondriosomen selbst stellt Rubaschkin die Hypothese auf, dass ihre primitive Form die körnige sei, und sie sich erst im Laufe der Entwicklung in kettenförmige und fadenförmige Arten verwandelten. Im allgemeinen ähnliche Beobachtungen machte auch Duesberg bei Säugetieren.

Ob es sich hier um ein allgemein gültiges Prinzip handelt, oder ob die körnige Form nur charakteristisch für die primitive Embryonalzelle der Säugetiere ist, müssen weitere Untersuchungen ergeben. Meves (64) kam auf Grund seiner Studien am Hühner-

embryo, den er, allerdings erst vom Dreiblätterstadium ab, untersuchte, zu dem Schluss, dass die ketten- und kornförmigen Chondriosomen durch Verdickung und Verkürzung aus den faden- und stäbchenförmigen hervorgingen.

Tschaschin (92) untersuchte, vom gleichen Gesichtspunkte aus wie Rubaschkin, die Urgeschlechtszellen von Vogelembryonen auf ihre Mitochondrien. Auch er kam zu dem Ergebnis, dass diesen die Körnchenform eigen sei.

Tschaschin färbte, ebenso wie Rubaschkin, ausschliesslich mit Eisenhämatoxylin. Ich möchte hierzu bemerken, dass diese Methode für dotterarme Zellen, wie die Embryonalzellen der Säuger, geeignet sein mag, dass ich sie aber für die Urgeschlechtszellen der Vögel, in deren Plasma in der Regel reichliche Dottersubstanzen vorkommen, für bedenklich halte, wenigstens ohne Kontrolle vermittelst anderer Mitochondrienfärbungen. Benda (13) hebt gelegentlich hervor, dass sich die Eisenhämatoxylintinktion zur Aufsuchung der Fadenkörner in neuen Geweben, in denen sie bis dahin noch nicht gefunden wurden, nicht eigne, da hierbei viele Gewebsbestandteile mitgefärbt werden, welche nicht mitochondrialer Natur sind. Tschaschin erwähnt selber, dass ihm die Differenzierung grosse Schwierigkeiten bereitet habe.

Ich habe die Angaben des letztgenannten Autors nachgeprüft, indem ich neben der Eisenhämatoxylinmethode besonders die Eisenalizarin-Kristallviolettfärbung nach Benda zur Anwendung brachte, bei welcher sich die Dottersubstanzen nicht, wie die Mitochondrien, färben.

Ich gebe Tschaschin darin recht, dass der weitaus grösste Teil der Mitochondrien kornförmige Gestalt zeigt, allerdings sind ihre Konturen meistens nicht rundlich und glatt, sondern sie sind vielfach unregelmässig ausgezogen und eckig. Ich bitte, hierzu Fig. 4, 5, 8, 9 und 10 zu betrachten. Neben den kornförmigen Chondriosomen trifft man auch kürzere oder längere Ketten an. Ferner fand ich gelegentlich ein dichtes Büschel von kurzen Ketten und Stäbchen, dessen mitochondriale Natur mir aber zweifelhaft erscheint. In Fig. 9 ist ein solches rechts vom Kern zu sehen. Da aus dieser Zelle der violette Farbstoff bei der Differenzierung in Essigsäure nicht ganz genügend ausgezogen war, so dass die zusammengeballten Chromatinmassen des Kernes

noch nicht die vorschriftsmässige Alizarintinktion erkennen lassen, halte ich es für möglich, dass in dem Büschel Teile des Netzapparates zur Anschauung gelangten, auf den ich im nächsten Kapitel ausführlich eingehen werde.

Das Bild, welches die Mitochondrien im Eisenhämatoxylinpräparat bieten, hängt zu sehr von dem Grad der Differenzierung mit Eisenalaun ab. In anderen Embryonalzellen, in welchen das Protoplasma eine mehr kompakte Struktur besitzt, lassen sie sich viel leichter von Kunstprodukten unterscheiden, als in den Urgeschlechtszellen. Dort sind, bei zu kurzer Differenzierung, die Wände der wabigen Hohlräume — ob es sich um Negative von Dotterteilchen oder um präformierte Gebilde handelt, tut hier nichts zur Sache — geschwärzt und können dann alle möglichen mitochondrialen Strukturen vortäuschen. Ganz einwandfreie Bilder erhält man nach meinen Erfahrungen nur mit Eisenalizarin-Kristallviolett.

Die Mitochondrien sind in der Regel im ganzen Zelleibe verteilt. Manchmal sind sie in den den Netzapparat umgebenden Plasmapartien etwas dichter angehäuft.

Für ein ganz zuverlässiges Kennzeichen für die Urgeschlechtszellen kann ich sie bei Huhn und Ente nicht halten, da sie, wie vorher erwähnt, gelegentlich zu Ketten zusammentreten können, und auch in den umliegenden Zellen neben Fädchen recht häufig Körnchen vorkommen. Auch in anderen Geweben des Hühnerembryos trifft man Zellen an, welche ausschliesslich runde Chondriosomen aufweisen. So fand ich häufig im Mesenchym, nicht weit vom Cölom entfernt, eine kleine, runde Zellart, deren nähere Natur ich nicht zu ergründen vermochte, welche schöne, runde, bei Benda färbung leuchtend violette Mitochondrien besitzt.

Unlängst hat Perroncito (71, 72, 73) behauptet, in den Samenzellen verschiedener Tiere auch Mitochondrien vermittelst der Arsensilbermethode von Golgi dargestellt zu haben. Er gibt davon auch zahlreiche Abbildungen, hält die Möglichkeit für vorhanden, dass Meves in seiner bekannten Arbeit (64) in den Embryonalzellen des Huhnes nicht nur Chondriosomen, sondern dazwischen auch Teile des Binnennetzes abgebildet habe, da solche auch durch die Eisenhämatoxylinfärbung, nach Fixation mit Chromosmiumessigsäuregemischen hervortreten. Dass dies letztere möglich ist, gedenke ich im folgenden Kapitel auszuführen.

Die Behauptung, die Mitochondrien seien mit arsensaurem Silber zu imprägnieren, veranlasste mich, in meinen nach Golgi behandelten Präparaten speziell mein Augenmerk hierauf zu richten, sowohl bei den Urgeschlechtszellen, als auch im embryonalen Bindegewebe, in welchem ja bekanntlich die Chondriosomen hauptsächlich in Gestalt von gebogenen Fäden den Zelleib und die plasmatischen Ausläufer durchsetzen und nicht zu verkennen sein konnten.

Mir ist, auch in den bestimprägnierten Blöcken, nie ein Chondriosom, entsprechend einer der Abbildungen von Meves (64), bei Anwendung der neuen Methode von Golgi, zu Gesicht gekommen, weder in den Urgeschlechtszellen, noch im embryonalen Bindegewebe. In letzterem trifft man allerdings reichlich kleine, imprägnierte Granula, welche in der Gegend des Binnennetzes am dichtesten sind und auch in den Fortsätzen der Zellen liegen. Kunstprodukte sind es auf keinen Fall, denn solche sind in derartigen Präparaten leicht zu erkennen. Chondriosomen sind es aber ebensowenig, denn dann müssten es in der Hauptsache Fäden und Schleifen sein, aber keine runden Granula, welche sich in regelmässiger Weise in der Zelle verteilen.

Der Gedanke liegt nahe, ob Perroncito in den Samenzellen von Gastropoden nicht Bildungen einer ähnlichen Kategorie vor Augen gehabt hat. Andernfalls besässen wir in der Arsensilbermethode von Golgi ein Hilfsmittel, um die Chondriosomen älterer Embryonen von den Mitochondrien der Geschlechtszellen färberisch zu unterscheiden. Ihre Kontinuität würde dadurch ernstlich in Frage gestellt werden. Einstweilen erscheint es mir aber als sehr zweifelhaft, ob eine Abtrennung möglich sein wird. Die ganze Granulafrage ist überhaupt noch viel zu ungeklärt, als dass man sie jetzt schon in ein festes System bringen könnte.

4. Der innere Netzapparat.

Während man den Mitochondrien nicht nur in bezug auf ihre morphologischen, sondern auch auf ihre funktionellen Eigenschaften während der letzten Jahre in vielen Punkten beigekommen ist, — ich erinnere nur an die Sekretbildung, Dotterbildung, Myofibrillen-, Neurofibrillen-Genese usw. — tappen wir hinsichtlich der Funktion des Netzapparates noch ganz im Dunkeln. Nur hin und wieder begegnen wir Hypothesen, welche wenigstens etwas

Licht auf die Bedeutung dieses integrierenden Zellapparates werfen wollen.

Da in der Urgeschlechtszelle des Huhnes, wie ich vorhin auszuführen suchte, während des 3. und 4. Bebrütungstages der Zellstoffwechsel ein sehr träger sein muss, da sie während dieser Zeit weder in Funktion, noch, wenigstens in der Regel, in Teilung tritt, muss sie ein ausgezeichnetes Objekt sein, um die bisher an anderen Zellarten erhobenen Befunde daran zu prüfen.

Vielleicht ist es nicht nutzlos, vorher einen kurzen, allgemeinen Überblick über die Entwicklung und den derzeitigen Stand der Binnennetzfrage zu geben. Danach werde ich die Hauptfragen präzisieren und an unserem Objekt prüfen.

In früheren Zeiten ist der innere Netzapparat sicher öfter gesehen, aber fast nie exakt beschrieben und bearbeitet worden, wohl, weil seine lückenlose Darstellung, bevor die Methoden von Golgi und Kopsch bekannt waren, auf grosse Schwierigkeiten stiess.

Der erste, der ihn, worauf Perroncito aufmerksam macht, wohl vor Augen gehabt hat, war v. la Valette St. George (57). Dass dessen „Nebenkern“ ausschliesslich dem Netzapparat entsprach, wie Perroncito anzunehmen scheint, dürfte fraglich sein, nachdem ein Kenner der einschlägigen Verhältnisse, wie Meves (63), ihn als Mitochondria plus Idiozom ansprach. Vielleicht treffen wir das Richtige, wenn wir das Mittel nehmen und Mitochondria plus Idiozom plus Binnennetz sagen.

Der einzige Forscher vor Golgi, welcher den Netzapparat richtig würdigte, und auch eingehend sogar in seiner Rolle bei der Zellteilung beschrieb, war Platner (74, 75, 76). Er beobachtete ihn in Samenzellen verschiedener Pulmonaten, deren Gonaden hauptsächlich in Flemmingscher Lösung konserviert waren. Ich will hier schon bemerken, dass dieses Fixierungsmittel, wenn auch in seltenen Fällen, das Binnennetz in hervorragender und fast lückenloser Weise erhalten kann. Platner berichtet, dass sein „Nebenkern“ bei Arion aus Stäbchen zusammengesetzt sei und bei Helix eine unregelmässige, ringförmige Figur bildet. Nachdem er zuerst angenommen hatte, der Nebenkern könne zugrunde gehen und teile sich im Anschluss an die Kernteilung, ihn dann aus dem Kern entstehen und bei Bildung des Knäuels in demselben wieder aufgehen liess, trat er schliesslich mit der

Angabe hervor, der Nebenkern verschwinde nie, sondern er trete vor dem Kern in Teilung ein und beherberge in sich das Centrosom. Die Teilung soll so verlaufen, dass er in Stäbchen zerfällt, diese sich längs spalten und in zwei Gruppen entlang der Kernmembran auseinanderrücken. Danach erst folgt die Kernteilung.

Ein ganz ähnliches Verhalten des Netzapparates bei der Teilung hat jetzt Perroncito beschrieben und als „Diktyokinese" bezeichnet. Die Entdeckung Platners ist also erst nach 21 Jahren eigentlich bestätigt worden. Während die Angaben Perroncitos grosses Aufsehen machten, wohl, weil die Binnennetzfrage zurzeit aktuell ist, sind Platners schöne und seiner Zeit vorauseilende Beobachtungen so ziemlich in Vergessenheit geraten. In, den Netzapparat betreffenden, historischen Überblicken wird sein Name nur sehr selten genannt.

Nach ihm beschrieb Hermann (48) in den Samenzellen von Proteus und Helix unter dem Namen „Archoplasmaschleifen" Gebilde, welche sicher zum Netzapparat gehören.

Zu den früheren Autoren, welche das Binnennetz zweifellos gesehen haben, ohne ihm genauer nachzugehen, möchte ich auch Meves (62) rechnen. Er machte im Jahre 1897 gelegentlich der Untersuchung der Spermiogenese von Salamandra maculosa die Angabe, dass, nach Osmiumfixierung und Eisenhämatoxylinfärbung, die Sphäre von schwarztingierten Stäben und Fäden durchsetzt wäre. Wie ich weiter unten darlegen werde, lässt sich das Binnennetz mit dieser Technik gelegentlich schön darstellen.

Inwieweit das „Protoplasma supérieur" von Prenant, welches Perroncito ebenfalls dem Netzapparat zurechnet, demselben entspricht, entzieht sich meiner Beurteilung.

Im Jahre 1898 trat Golgi (37) mit seiner Darstellung des „Apparato reticolare interno" vermittelst seiner Chromsilbermethode hervor. Mit der diesem Forscher eigenen Vorsicht äusserte er sich zunächst nicht über die Bedeutung und die Funktion. Dass der Apparat ein wichtiges Zellorgan sei, wurde durch Golgis Befund an embryonalen Nervenzellen im Jahre darauf wahrscheinlich gemacht.

Unabhängig von Golgi beschrieb Fürst (34) 1902 Gebilde in den Kopf- und Spinalganglienzellen des Lachses, welche dem Binnennetz zuzurechnen sind. Ich erwähne diese Arbeit besonders,

weil Fürst gewisse Beziehungen zur Sphäre zugibt und hervorhebt, dass seine „Ringe, Ringreihen, Fäden und Knäuel“ in verschiedenen Aktivitätszuständen auftreten. Er schreibt: „Die verschiedenen Anordnungen und Formen dieser Gebilde bezeichnen Bewegungen und Veränderungen der Elementarteile.“

Auf die schwierige Frage, inwiefern die Trophospongien Holmgrens, deren Beschreibung auch in die letzten Jahre des vorigen Jahrhunderts fällt, dem inneren Netzapparat entsprechen, kann ich hier nicht näher eingehen. Ich will hier nur die gewichtige Meinung Golgis (40) anführen, nach welcher die „Saftkanälchen“ im allgemeinen nicht mit dem Binnennetz zu homologisieren sind, welcher aber zugibt, dass einige der von Holmgren beschriebenen Formen zu ihm in Beziehung gebracht werden könnten.

Ich will von nun ab auf die sehr grosse Literatur, welche sich auf den Netzapparat in Nervenzellen bezieht, nicht näher eingehen und nur die wichtigsten Arbeiten erwähnen, die über diese Strukturen in anderen Gewebszellen handeln.

Binnennetze in Zellen, welche nicht zum Nervensystem gehören, wurden zuerst von Pensa (69) beschrieben, und zwar in der Nebenniere.

Auf dem Anatomenkongress zu Pavia 1900 wurden dann solche von Gemelli (54) in der Hypophyse, von Negri (54) in Eiweißspeicheldrüsen, Pancreas, Nebenhoden, Schilddrüse und Follikelepithel des Eierstockes demonstriert. In den nächsten Jahren wurde dann danach in vielen anderen Körpergeweben mit Erfolg gesucht, so in den meisten Epithelien, Bindegewebs- und Knorpelzellen, ja sogar in Leucocyten, grossen Lymphocyten, tuberkulösen Riesenzellen und quergestreiften Muskelfasern (vergl. Golgi [40]).

Vor allem der Nachweis ihres Vorkommens in Zellen des fliessenden Blutes (von Bergen [17]) war wichtig, weil dadurch der Behauptung Holmgrens, sie seien identisch mit seinen Trophospongien, welche intracellulären Fortsätzen anderer Zellen entsprechen sollen, der Boden entzogen wurde (Sjövall [89]).

Eine andere Methode zur Darstellung der Binnennetze wurde 1902 von Kopsch (55) gefunden. Sie hat den Vorteil, dass sie diese Strukturen viel sicherer zur Darstellung bringt, als die Chromsilbermethode von Golgi.

Was die topographische Lage des Netzapparates im Inneren des Zelleibes anbelangt, so finden sich interessante Aufschlüsse hierüber in einer Arbeit von Ballowitz (8), dessen im Epithel der Membrana elastica posterior des Auges beschriebenen „Centrophormien“ sehr bald nach ihrer, von Golgis Entdeckung ganz unabhängigen, Beschreibung im Jahre 1900 allgemein als mit dem Netzapparat identische Gebilde erkannt wurden. So ist Ballowitz zu denjenigen Autoren zu rechnen, welche die Binnennetzfrage inaugurierten.

Dieser Forscher sah seine „Centrophormien“, wie er grosse, faserkorbartige Bildungen in seinem Objekte benannte, direkt für Sphärenstrukturen an, da er die Centralkörperchen in ihrem Inneren nachweisen konnte. Hier findet sich nach Platner zum ersten Male die Angabe, dass der Netzapparat topographische Beziehungen zum Centrenapparat besitzen kann.

Dies sprach dann auch Heidenhain (45) aus, dessen Pseudochromosomen, Central- und Gitterkapseln, die er in Samenzellen von Proteus in der Umgebung der Sphäre fand und zunächst als mitochondriale Bildungen ansprach, nachher als lückenhaft dargestellte Binnennetze erkannt wurden (Perroncito). Heidenhain (47) gibt dies neuerdings auch selber zu.

Hierzu möchte ich nebenbei bemerken, dass es mir zweifelhaft erscheint, wohin die „Pseudochromosomen“, die van der Stricht (91) in der Eizelle beschreibt, gehören, dass es mir aber sehr wahrscheinlich dünkt, dass er sowohl wie von Winiwarter (99) in den um den Centrenapparat gruppierten „Spicules“ Binnennetzstrukturen vor Augen hatten.

In den neueren Arbeiten von Perroncito wird auch kurz auf die topographischen Verhältnisse zwischen Centrenapparat und Netzapparat eingegangen. Letzterer wird von diesem Autor in Samenzellen in der Umgebung des Idiozoms angetroffen, dieses soll aber nicht immer das Zentralkörperchen enthalten.

Wenn das Binnennetz auch nicht unbedingt intime Beziehungen zum Cytocentrum zu haben braucht, worauf Golgi (40) auf Grund der Befunde Pensas (70) in Knorpelzellen, in denen der Apparat sich fast durch den ganzen Zelleib erstreckt, hinweist, so ergibt sich doch durch Untersuchungen an embryonalen Zellen, dass es sie haben kann.

Golgi selber (38) bildet es, worauf Heidenhain (47) neuerdings mit Recht hinweist, in Spinalganglienzellen von Rinderembryonen als verhältnismässig kleines, einfaches Knäuel von am Ende aufgetriebenen Fäden, an primärem, dem Cytocentrum entsprechendem Orte (Heidenhain) der Zelle ab. Bei älteren Embryonen breitet es sich dann mehr und mehr um den Kern herum aus.

Ich selber habe in Spinalganglienzellen von älteren Hühnerembryonen ganz entsprechende Bilder gesehen.

Sjövall (89), welcher den Netzapparat als ubiquitär im Embryo beschrieben hat, ist mit Fürst (34) der Ansicht, dass gewisse Beziehungen zur Sphäre bestehen können, dass sich das Netz dann aber, unabhängig von den Centralkörperchen, weiter entwickeln kann. Er fasst es als „konzentrische Differenziation des Zellprotoplasmas“ auf, schreibt den Centralkörperchen der Embryonalzellen, welche eine starke Teilungsenergie aufweisen müssen, einen mechanischen Einfluss auf das umliegende Plasma zu, wie dies Heidenhain behauptet.

In welchem Verhältnis steht nun der Netzapparat zu den Mitochondrien? Ist er mitochondrialer Natur?

Auch über diese Frage sind sich noch nicht alle Autoren einig. So hält ihn z. B Fürst für ein mitochondriales Gebilde. Er gibt an, dass seine Ringe, Ringreihen etc. in den Spinalganglienzellen des Lachses, ebenso wie der Netzapparat, aus Cytomicrosomen (= Mitochondrien) entstanden seien. Sjövall, Golgi (40) und Perroncito sind entgegengesetzter Ansicht.

Über die Frage, ob die Binnennetze zu den chromidialen Strukturen gehören, also direkt aus dem Kern entstanden seien, wie dies einige Autoren der Münchener Zoologenschule (z. B. Goldschmidt [36] und Popoff [77]) behaupten, brauche ich mich hier nicht länger auszulassen, da ich auf die Chromidienfrage schon vorher eingegangen bin.

Über die funktionelle Bedeutung des Netzapparates sind wir noch vollkommen im Dunkeln.

Kölliker (54), welcher die ersten Präparate von Golgi und seinen Schülern auf dem Anatomenkongress in Pavia sah, hielt Beziehungen zur Ernährung für möglich.

Ballowitz beobachtete gelegentlich eine Wanderung seiner Centrophormien auf die andere Seite des Kernes. Er stellte die

Hypothese auf, es könne sich hier um eine „Zellanfrischung“ handeln. Eine solche soll sonst durch Zellteilung bewirkt werden, welche aber in den Zellen der Membrana elastica posterior von erwachsenen Tieren in der Regel ausbleibt. Ich möchte hier schon bemerken, dass ich diese Erklärung für eine nicht beiseite zu schiebende Arbeitshypothese halte, auf welche ich nachher einzugehen gedenke.

Dass der Netzapparat seine Gestalt verändern kann, ist schon länger bekannt.

Von Bergen (17) glaubte sogar, dass er in zyklischer Weise sich auflösen und wieder neu bilden könne. Als Vorstadien betrachtet er diffus im Plasma liegende Körner, welche sich nach der Osmiummethode schwärzen. Diese ordnen sich in Körnchenreihen an, die ihrerseits wieder mit wirklichen Fäden abwechseln können. Auch netzlose Zellen sollen vorkommen. Wenn Sjövall (89) dagegen schreibt, verschiedene Stadien dieses Zyklus beruhten auf mangelhafter Technik, so mag er in mancher Hinsicht nicht Unrecht haben; denn es ist später als Tatsache festgestellt worden, dass es normale Spinalganglienzellen ohne Netzapparat nicht gibt. Dass seine Form aber eine ungemein wechselnde sein kann, ist ebenfalls ausser Frage.

So weist Golgi (40), welcher ihn in den Epithelzellen der Magenschleimhaut speziell untersuchte, darauf hin, dass Orts- und Formveränderungen an ihm zu konstatieren seien, welche mit dem Vorgang der schleimigen Metamorphose in Verbindung stehen.

Golgi erwähnt in dieser Arbeit sein Verhalten in den oberflächlichsten Schichten der Haut von Ammocoetes, in denen ihn Marenghi (61) untersuchte. Dort ist der Apparat ebenfalls an die Funktion gebunden. In denjenigen Zellen, welche viel Schleim enthalten, ist er klein und liegt in der Tiefe der Zelle. Wenn sich das Protoplasma in „Deutoplasma“ umwandelt, reduziert sich zugleich das Binnennetz.

Von Interesse sind hier auch die Angaben von Riquier (81): In den Zellen des Corpus luteum sieht der Netzapparat häufig wie zertrümmert aus. In den sich rückbildenden Zellen schrumpft er zusammen, so dass sein Rest schliesslich nur noch einen Klumpen und einige Trümmer im Protoplasma darstellt.

Ganz ähnliche Erscheinungen beobachtete Marcora ([60], zitiert bei Riquier) in den Ursprungszellen des Hypoglossus,

nach Durchschneidung dieses Nerven. Auch Perroncito (73) hebt das „proteusartige“ Verhalten des Binnennetzes hervor. Seine Untersuchungen gipfeln in dem Satz: „Nach unseren jetzigen Kenntnissen glaube ich sagen zu können, dass das Golgische Binnennetz ein wesentlicher Bestandteil der Zelle mit eigenen, deutlichen, lebhaften, typischen, biologischen Funktionen ist, und dass in ihm früher als im Kern die Zellteilungsvorgänge beginnen. Es nimmt zweifellos in der Physiologie der Zelle einen hervorragenden Platz ein.“

Zum Schluss dieser Literaturübersicht, welche, ohne Anspruch auf Vollständigkeit zu machen, nur die wesentlichsten Punkte hervorheben soll, gebe ich eine Bemerkung aus einer in letzter Zeit erschienenen Abhandlung von Deineka (25) wieder, welche besagt, dass die polare Lagerung des Netzapparates mit dem Alter der Zelle in eine circumnukleäre übergehe. Durch diesen Umstand werde vielleicht die circumnukleäre Anordnung des Netzapparates in Nervenzellen Erwachsener erklärt. Die gleiche Lage zeige der Apparat in den Zellen der oberen Schichten des mehrschichtigen Pflasterepithels, „die die Teilungsfähigkeit verloren haben“.

Hier wird also wieder die Lage des Netzapparates gewisser Zellen mit deren Unfähigkeit, sich zu teilen, in Verbindung gebracht, ein Gedankengang, den schon Ballowitz (8) hervorhebt, und auf den ich nachher bei der Diskussion meiner eigenen Befunde eingehen werde.

Die Hauptfragen, die sich aus dieser Literaturübersicht ergeben, kann man folgendermassen präzisieren:

1. In welchen Beziehungen steht der innere Netzapparat zum Centrenapparat?

2. In welchen Beziehungen steht er zu den Mitochondrien?

3. In welcher Beziehung steht er zu der Funktion?

Nach diesen drei Fragen richteten sich meine Untersuchungen an der Urgeschlechtszelle des 3—4 Tage gebrüteten Hühnerembryos, über deren Ergebnisse ich nun berichten werde.

Zunächst möchte ich bemerken, dass ich seine Ubiquität im embryonalen Gewebe bestätigen zu können glaube. In denjenigen Partien des Embryos, in denen die Imprägnation mit arsensaurem Silber einwandfrei gelungen war, ist er in jeder Zelle, soweit diese ganz im Schnitt liegt, zu sehen. Er scheint

stets im Radius vector der Zelle (Heidenhain), dort wo die Lage der Centralkörperchen ist, zu liegen, so z. B. in den Zellen des Cölomepithels in oder an der Grenze der vorhin beschriebenen Zellkuppe.

Merkwürdigerweise fand ich ihn zuerst in Schnitten durch einen Embryo, welcher nach Benda fixiert und nachchromiert und mit Eisenalizarin-Kristallviolett gefärbt war. In diesem Embryo war das Fixierungsmittel nicht gut durchgedrungen, wie es bei dieser Methode leider sehr oft vorkommt. Infolgedessen befanden sich die Urgeschlechtszellen im Zustande der Cytolyse. Der Kern trat sehr deutlich hervor. Das Plasma machte einen faserigen Eindruck und hatte sich zum Teil von der Peripherie der Zelle zurückgezogen. Die Mitochondrien waren nicht gefärbt, dagegen hatte der Netzapparat das Kristallviolett aufgenommen und trat ungemein deutlich hervor. Er erschien als ein Konvolut von wenigen, verhältnismässig dicken Fäden, welche aus linear aneinander gereihten Körnern bestanden.

Ich erwähne diesen Befund, welcher demjenigen in gut fixierten Zellen absolut nicht entspricht, nur, weil er als ein kleiner Beitrag zur Kenntnis der Erscheinungen der Cytolyse dienen mag, auf deren Interesse für die Ergründung von Plasmastrukturen jüngst Retzius (80) hinwies.

In nach Benda fixierten und nachchromierten und mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten kommt das Binnennetz gelegentlich in sehr feiner und typischer Weise zur Darstellung. Dabei hängt alles von dem Grade der Differenzierung mit der Eisenalaunlösung ab: Bei zu kurzer Behandlung tritt der Apparat in der zum Teil diffus gefärbten Plasmastruktur nicht hervor, bei zu lange währender Ausziehung blasst er sehr schnell ab, viel schneller als die Mitochondrien.

Die Lage, die er in der Zelle gewöhnlich einnimmt, entspricht dem „primären Orte“ Heidenhains. Gewöhnlich stellt er ein Konvolut von feinen, nie in Körner aufzulösenden Fäden dar, welche teils miteinander in netzförmiger Verbindung stehen, gelegentlich aber auch mit ihren freien Enden in das umgebende Protoplasma hineinragen. Die Dicke der Fäden ist verschieden. Ist das Fadengewirr verhältnismässig dicht, so kann man in ihm die Centralkörper gewöhnlich nicht mit Sicherheit erkennen, da die optischen Querschnitte und freien Enden der Fäden punkt-

förmige Gebilde vortäuschen können. Zu dieser Konfiguration bitte ich, Fig. 5 zu betrachten.

Häufig ist das Binnennetz ein runder oder ovaler, etwas dickerer Ring, von dem ausgehend sehr feine Fäden in rundem Bogen zu dem gegenüberliegenden Teile des Ringes hinziehen. Bei derartiger Konfiguration treten gewöhnlich die Centralkörperchen deutlich hervor (Fig. 4).

Auch in nach Benda gefärbten Präparaten kann man die Binnennetze gelegentlich sehen. Es ist mir allerdings zweifelhaft, ob sie sich, wenn man die Differenzierung genau nach Bendas Vorschrift vornimmt, mit dem Kristallviolett tingieren, wie Perroncito (70, 71) behauptet; denn in Schnitten, bei denen die Behandlung mit Essigsäure soweit getrieben war, dass das Kernchromatin rotbraun erschien und nur die Mitochondrien den violetten Ton behalten hatten, habe ich den Netzapparat nie gefunden. Dass die Hermannschen „Archoplasmaschleifen" sich bei dieser Methode violett färben, bestreitet übrigens Benda (13) selbst ausdrücklich.

Auf Fig. 8, welche nach einer Zelle gezeichnet ist, in der die Hauptmasse des Chromatins bei der Differenzierung noch nicht den Alizarinton angenommen hatte, sind die Centralkörper von einem violetten Ring umgeben, welcher dem in Fig. 4 entsprechen dürfte, nur dass die feineren Fädchen nicht zur Darstellung gebracht sind. Dieses Bild könnte einem ein Idiozom vortäuschen, dessen Randschicht den violetten Farbstoff noch zurückbehalten hat, wie Duesberg (26) es gelegentlich abbildet. Dies ist hier aber ausgeschlossen, da sich bei anderen Fixierungen, wie ich vorher schon hervorhob, nie eine idiozomartige Bildung in den Urgeschlechtszellen findet.

Ich bin der Ansicht, dass die Fixierung mit dem nach Benda modifizierten Flemmingschen Gemisch, wenn sie gut gelingt, das Binnennetz in lückenloser Form erhalten kann. Auch Platner erhielt ja seine schönen Ergebnisse an ähnlich fixierten Objekten.

Dass der Netzapparat dann ein anderes Aussehen zu haben scheint als in imprägnierten Präparaten, wird wohl daher kommen, dass die feinsten Fäden entweder nicht gefärbt zur Anschauung kommen oder aber unter der Grenze der Auflösungsfähigkeit unserer Immersionen liegen. Dies mag auch der Grund sein,

weshalb mit dieser Methode die Netze in anderen Embryonalzellen, welche, selbst imprägniert, recht zart sind, nicht zu sehen waren. Jedenfalls sollte man auch in dieser Frage, soweit es möglich ist, den gefärbten Präparaten vor den imprägnierten den Vorzug geben, da eine Imprägnation, genau genommen, immer ein Kunstprodukt sein muss, wenn auch auf natürlicher Grundlage und nach stets wiederkehrenden Regeln.

Dass die soeben von mir geschilderten Fasernetze Netzapparate sind, wurde durch Befunde am imprägnierten Objekt bestätigt.

In der Mehrzahl der Fälle sieht man in der Zellgegend, in welcher die Centralkörper zu liegen pflegen, eine aus grösstenteils recht dicken, nach Vergoldung tiefschwarzen, ohne dieselbe dunkelbraunen, anastomosierenden Fasern bestehende, meistens geschlossene Gitterkapsel. Die Fasern sind häufig kurze Strecken weit nach aussen vorgebuchtet, so dass man bei flüchtiger Betrachtung zuweilen knotige Verdickungen zu sehen glaubt. Die Dicke der Fäden ist verschieden (vergl. Fig. 11).

Die Binnennetze anderer Gewebszellen sind erheblich zarter und treten meistens in Ringform auf. Fig. 17 zeigt ein solches Netz in einer Blutzelle aus der Aorta

Die Gestalt des Netzapparates, wie man sie in Fig. 11 erblickt, trifft man aber lange nicht in allen Urgeschlechtszellen an, sondern man findet, oft zu mehreren in einem Gesichtsfeld, Bilder, welche auf Teilungen, teilweise Aufsplitterungen und Auflösung von Binnennetzteilen schliessen lassen.

Fig. 12 zeigt eine Teilung des Netzapparates, in Fig. 13 ist dieser in zwei etwa gleich grosse Teilstücke zerfallen, von denen das eine ungefähr an typischer Stelle liegt, während das andere mehr um den Kern herum zu rücken scheint. Fig. 14 und 15 spreche ich als weiter fortgeschrittene Stadien ähnlicher Art an. In beiden, ebenso wie in den zwei vorhergehenden Figuren, sieht man grosse, tropfenförmige Gebilde, welche zweifellos vom Binnennetz stammen, da sie oft mit diesem noch in Verbindung stehen (z. B. in Fig. 12). Auch richtige Ringbildungen kommen vor.

Dass es sich bei diesen Erscheinungen um durch unvollständige Imprägnation vorgetäuschte Bilder handelt, halte ich deswegen für ausgeschlossen, weil sie eine gewisse Regelmässigkeit

zeigen und in denselben Schnitten neben Konfigurationen, wie ich sie in Fig. 11 abbildete, anzutreffen sind.

Als Vorbereitungsstadien für Zellteilung können sie nicht in Betracht kommen, weil sie im Verhältnis zu den ausserordentlich seltenen Mitosen von Urgeschlechtszellen viel zu häufig sind.

Schwerer beiseite zu schieben ist der Einwand, dass es sich um zugrunde gehende Zellen handeln könne. Riquier (81) und Marcora (60) beschreiben ja ähnliche „Zertrümmerungen" des Netzapparates in dem Untergang geweihten Zellen. Sollte es sich hier um allmählich einsetzende Rückbildungserscheinungen handeln, die erst später zum Zelltode führen, so wäre damit dennoch für die Behauptung von Winiwarter und Sainmont (100), die sogenannten Urgeschlechtszellen seien hypertrophierte Gebilde, welche zu baldigem Untergang bestimmt seien, und keine Stammzellen der Geschlechtszellen, kein Beweis erbracht. Auch die Ei- und Samenzellen gehen später ja in grosser Zahl zugrunde. Der Gedanke ist nicht von der Hand zu weisen, dass auch schon viele ihrer Vorfahren ausgemerzt werden. Es könnte sich hier vielleicht um eine frühzeitige Auslese handeln, bedingt durch das Milieu, in dem die Urgeschlechtszellen existieren. Ich möchte mich der Erklärung, der „zertrümmerte" Netzapparat sei auch in unserem Falle ein Anzeichen des baldigst bevorstehenden Zelltodes, einstweilen noch nicht anschliessen, sondern vielmehr die Ansicht vertreten, dass die soeben beschriebenen Erscheinungen in dem überhaupt „proteusartigen" (Perroncito [73]) Verhalten des inneren Netzapparates ihren Grund haben und durch Beziehungen zum Ausbleiben der Zellteilungen erklärt werden können.

Der Meinung Deinekas (25), dass das Binnennetz in der Mehrzahl der Fälle in einem relativen Verhältnis zur Zellgrösse steht, kann ich nur beipflichten, wenn sie nicht zum allgemeinen Gesetz ausgedehnt wird. Ich bitte, hierzu nur Fig. 11, welche eine Urgeschlechtszelle darstellt, mit Fig. 17, die eine Blutzelle wiedergibt, zu vergleichen. In der letzteren ist das Verhältnis zwischen Zellgrösse und Binnennetzgrösse ein ganz anderes, als in Fig. 11.

Dass der Netzapparat aber mit dem Volumwachstum der Zelle graduell wächst und sich kompliziert, wie Perroncito bei Spermiocyten behauptet, halte ich, wenigstens bei der ge-

schlossenen Form des Binnennetzes, für wohl möglich. Fig. 16 zeigt eine Urgeschlechtszelle, welche zu einer Riesenzelle, von der ich vorhin schon sprach, herangewachsen ist. In ihr ist der grösstenteils geschlossene Netzapparat ebenfalls erheblich viel grösser geworden.

Nachdem ich meine Befunde beschrieben habe, will ich versuchen, die vorhin präzisierten Fragen, welche momentan besonders zur Diskussion stehen, daran zu prüfen.

Dass die Centralkörperchen in der Regel im Inneren des Netzapparates liegen, geht sowohl aus seiner gewöhnlichen Lage im „Radius vector" der Zelle (Heidenhain), als auch aus den mit Eisenhämatoxylin und mit Eisenalizarin-Kristallviolett gefärbten Präparaten hervor. Ob die Centralkörperchen bei Zerfall des Binnennetzes in zwei Teile in demjenigen Teilstück bleiben, welches seine Lage im Radius vector beibehält, oder aber, ob einer von ihnen mit dem anderen Teil fortrückt, kann ich nicht entscheiden. Dass die Sphäre, und, wenn ich ihn recht verstehe, mit ihr das Cytocentrum, in den sich nicht mehr teilenden Zellen wandern kann, wissen wir von Ballowitz (8). Trotzdem möchte ich die zuerst formulierte Auffassung für die wahrscheinlichere halten, denn das fortrückende Teilstück scheint sich, wie aus meinen Präparaten erhellt, später aufzusplittern und im Plasma aufzulösen.

Dass in anderen embryonalen Zellen der Netzapparat das Cytocentrum einschliesst, halte ich für sicher. Damit glaube ich, mich denjenigen Autoren anschliessen zu sollen, welche der Ansicht sind, dass das Binnennetz, wenigstens in solchen Zellen, welche jung und hochgradig teilungsfähig sind, resp. an einem späteren Zeitpunkt starke Teilungsfähigkeit manifestieren, wie in unserem Objekt, ursprünglich intime topographische Beziehungen zum Cytocentrum besitzt, sich dann später aber unabhängig von diesem weiter entwickeln kann. Dass die Centralkörperchen auch während der Zellruhe stets einen mechanischen Einfluss auf das Protoplasma ausüben (vergl. Heidenhain und Sjövall), scheint mir nicht genügend erwiesen zu sein. Man müsste dann doch wohl stets eine strahlig gebaute Sphäre finden, welche in den Urgeschlechtszellen, wie ich mit Sicherheit sagen kann, nicht existiert.

Was die Frage anbelangt, in welchen Beziehungen der Netzapparat zu den Mitochondrien steht, so schliesse ich mich

der Meinung Golgis, Perroncitos und vieler anderen an, welche besagt, dass Binnennetz und mitochondriale Bildungen streng auseinander zu halten sind. Denn beide Strukturelemente lassen sich in der Urgeschlechtszelle bei allen Methoden, die ich anwandte, in der Regel wohl unterscheiden. Mit der Golgi-Methode habe ich sie nie zu Gesicht bekommen, bei der Färbung nach Benda und mit Eisenhämatoxylin verschwinden die Netzapparate, wenn man die Differenzierung so weit treibt, dass ausschliesslich eine elektive Mitochondrienfärbung vorliegt. Dass die Chondriosomen häufig in der Gegend des Binnennetzes in grösserer Anzahl vorhanden sind, erkläre ich mir so, dass dieses eben in der Mitte des breitesten Teiles des den Kern umgebenden Plasmamantels liegt, welcher dort also die meisten Mitochondrien beherbergt, vorausgesetzt, dass diese, wie in unserem Objekt, gleichmässig im Protoplasma verteilt sind.

Was die Beziehungen zur Zellfunktion anbelangt, so wird die Untersuchung dieses Punktes bei den Urgeschlechtszellen dadurch erschwert, dass man nicht recht weiss, ob man es bei Ausbreitung und Aufsplitterung des Netzapparates mit Rückbildungserscheinungen zu tun hat, oder mit Phänomenen, in welchen irgendwelche Stoffumsetzungen zum Ausdruck kommen. Nehmen wir das letztere an, so kann man die Ausbreitungserscheinungen des Binnennetzes in Zellen, welche sich nicht teilen, wie z. B. in den Nervenzellen und den oberflächlichsten Zellen des Pflasterepithels (Deineka), zum Vergleich heranziehen und die Hypothese aufstellen, dass wir es mit einer „Zellanfrischung“ (Ballowitz) zu tun haben, welche für die bei der Zellteilung zu postulierenden Stoffumsetzungen vikariierend einspringen. So könnte man dann überhaupt eine Erklärung für die merkwürdige Tatsache zu geben suchen, dass sich das Binnennetz in ausgewachsenen Zellen, deren Teilungsfähigkeit beschränkt ist, durch den ganzen Zelleib ausbreitet, während es in Embryonalzellen und z. B. auch in Zylinderepithelzellen (vergl. von Bergen) ein kleineres, mehr kompaktes Gebilde darstellt.

Zum Schlusse dieses Kapitels möchte ich noch einmal auf die „Keimbahnchromidien“ mancher Wirbelloser zurückkommen und mir die Bemerkung erlauben, dass wahrscheinlich manches darunter einbegriffen wird, was in Beziehung zu Binnennetzstrukturen gebracht werden kann. Da die Keimbahnzellen sehr

oft lange Zeit hindurch nicht in Teilung treten, halte ich es für möglich, dass Hand in Hand damit auch dem Netzapparat entsprechende Strukturen typische Erscheinungen werden zeigen können.

So hat z. B. der „wurstförmige Körper“ bei Chironomus nach den Zeichnungen von Hasper (43) eine grosse Ähnlichkeit mit dem Netzapparat. Jedoch kann diese Frage nur vermittelst genauer, auf die Hilfsmittel der modernen mikroskopischen Technik basierter Untersuchungen entschieden werden.

V. Zusammenfassung und Schluss.

Die „Urgeschlechtszellen“ des Huhnes wandern nicht durch amöboide Bewegung, sondern sie gelangen am 3. und 4. Bebrütungstage dadurch in den Genitalbezirk, dass sie mit einem grösseren Komplex der Visceralplatte des Mesoderms, infolge des Schlusses der Darmrinne und der Bildung des Mesenteriums, um den Cölomwinkel herum geschoben werden.

Der Beweis, dass die „Urgeschlechtszellen“ die Stammzellen der Ei- und Samenzellen sind, lässt sich durch cytologische Analyse nicht erbringen. Auch sonst ist dieser Beweis in vollkommen einwandfreier Weise noch nicht erbracht worden.

Da die Urgeschlechtszellen am 3. und 4. Bebrütungstage keine Funktion haben und sich, in der Regel, nicht teilen, sind sie ein vorzügliches Objekt für die Untersuchung der Kern- und Plasmastrukturen.

Das Verhältnis zwischen Chromatingehalt und Zellgrösse ist ungefähr das gleiche wie in anderen Embryonalzellen. Die Punkte, in denen die Urgeschlechtszellen sich ausserdem von diesen morphologisch unterscheiden, sind nicht prinzipieller Natur, sondern können aus dem Mangel an Funktion und dem Ausbleiben der Zellteilung erklärt werden.

Dazu gehört: dass man sehr häufig Anzeichen dafür findet, dass die Chromosomen erhalten sind, ferner die Rotfärbung des ganzen Kernes vermittelst des Ehrlich-Biondischen Farbgemisches.

Auch die Eigentümlichkeiten des Netzapparates, welcher im Vergleich zu den anderen Embryonalzellen eine ausserordentlich

starke Ausbildung zeigt und sich sehr häufig, allerdings in nicht immer zusammenhängenden Portionen, durch den ganzen Zellleib verteilt, könnten in der Zellgrösse, in dem Mangel an Funktion und in dem Ausbleiben von Zellteilung ihre Erklärung finden.

Literaturverzeichnis.

1. Allen, B. M.: The Embryonic development of the ovary and testis of the Mammals. Amer. Journ. Anat., Vol. 3, 1904.
2. Derselbe: The origin of the sex-cells of Chrysemis. Anat. Anz., Bd. 29, 1906.
3. Derselbe: An important Period in the history of the sex-cells of Rana pipiens. Anat. Anz., Bd. 31, 1907.
4. Derselbe: The origin of the sex-cells of Amia and Lepidosteus. Anat. Rec., Vol. 3, 1909.
5. Amma, K.: Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. Arch. f. Zellforschung, Bd. 6, 1911.
6. Balbiani, E. G.: Kontribution à l'étude de la formation des organes sexuelles chez les insects. Rec. zool. Suisse, T. 2, 1885.
7. Balfour: On the strukture and development of Vertebrate ovary. Quart. Journ. Micr. Sc., Vol. 18, 1878.
8. Ballowitz, E.: Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner grossen Zellsphären. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56, 1900.
9. Beard, J.: The morphological continuity of the germ.-cells in Raja batis. Anat. Anz., Bd. 18, 1900.
10. Derselbe: The germ-cells of Pristiurus. Anat. Anz., Bd. 21, 1902.
11. Derselbe: The numerical law of the germ-cells. Anat. Anz., Bd. 21, 1902.
12. Derselbe: The germ-cells. Part. 1. Journ. Anat. and Physiol., Vol. 38, 1904.
13. Benda, C.: Die Mitochondria. Ergebn. d. Anat. u. Entw., Bd. 12, 1902.
14. Derselbe: Die Färbung der Mitochondria. Encyklopädie der mikroskopischen Technik. Neue Auflage.
15. v. Berenberg-Gossler, H.: Über gitterkapselartige Bildungen in den Urgeschlechtszellen von Vogelembryonen. Vorl. Mitt. Anat. Anz., Bd. 40, 1912.
16. Derselbe: Demonstrationsbericht. Verh. d. Anat. Gesellsch. München, 1912.
17. v. Bergen, Fr.: Zur Kenntnis gewisser Strukturbilder („Netzapparate", „Saftkanälchen", „Trophospongien") im Protoplasma verschiedener Zellenarten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 64, 1904.
18. Born, G.: Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 43, 1894.
19. Boveri, Th.: Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala. Anat. Anz., Bd. 2, 1887.

20. Boveri, Th.: Zellenstudien II. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megalocephala. Jena 1888.
21. Derselbe: Die Entwicklung von Ascaris megalocephala, mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. C. v. Kupfer, Jena 1899.
22. Buchner, P.: Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Ovogenese und Spermatogenese. Festschr. f. R. Hertwig, Jena 1910.
23. Child: The development of germ-cells from differentiated somatic cells in Monieza. Anat. Anz., Bd. 29, 1906.
24. Dantschakoff, V.: Über Herstellung von Celloidinserien. Zeitschr. f. wiss. Mikr., 1908.
25. Deineka, D.: Der Netzapparat von Golgi in einigen Epithel- und Bindegewebszellen während der Ruhe und während der Teilung derselben. Anat. Anz., Bd. 41, 1912.
26. Duesberg, J.: Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 71, 1908.
27. Derselbe: Sur la continuité des éléments mitochondriaux des cellules sexuelles et des chondriosomes des cellules embryonnaires. Anat. Anz., Bd. 35, 1910.
28. Eigenmann, C. H.: On the precocious segregation of the sex-cells in Cymatogaster aggregatus Gibbons. Journ. Morphol., Vol. 5, 1892.
29. Derselbe: Sex-differentiation in the viviparous Teleost Cymatogaster. Arch. f. Entw.-Mech., Bd. 4, 1897.
30. Fedorow, V.: Über die Wanderung der Genitalzellen bei Salmo fario. Anat. Anz., Bd. 37, 1907.
31. Felix, W.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden. Anat. Hefte, Bd. 8, 1897.
32. Derselbe: Die Entwicklung der Keimdrüsen und ihrer Ausführungsgänge. Handb. d. Entw. von O. Hertwig, 1906.
33. Fick, R.: Vererbungsfrage, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln. Ergebn. d. Anat. u. Entw., Bd. 16, 1906.
34. Fürst, C. M.: Ringe, Ringreihen, Fäden und Knäuel in den Kopf- und Spinalganglienzellen beim Lachse. Anat. Hefte, Bd. 19, 1902.
35. Fuss, A.: Über extraregionäre Geschlechtszellen bei einem menschlichen Embryo von vier Wochen. Anat. Anz., Bd. 39, 1911.
36. Goldschmidt, R.: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zoolog. Jahrb. f. Anat. u. Ont., Bd. 21, 1904.
37. Golgi, C.: Sur la structure des cellules nerveuses. Arch. Ital. Biol. T. 30, 1898.
38. Derselbe: De nouveau sur la structure des cellules nerveuses des ganglions spinaux. Arch. Ital. Biol., T. 31, 1899.
39. Derselbe: Une méthode pour la prompte et facile démonstration de l'appareil réticulaire interne des cellules nerveuses. Arch. Ital. Biol., T. 49, 1908.
40. Derselbe: Sur une fine particularité de structure de l'épithélium de la muqueuse gastrique et intestinale de quelques Vertébrés. Arch. Ital. Biol., T. 51, 1909.

41. Haecker, V.: Über die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der Embryonalentwicklung von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 46, 1895.
42. Derselbe: Die Keimbahn von Cyclops. Neue Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtszellensonderung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 49, 1897.
43 Hasper, M.: Zur Entwicklung der Geschlechtsorgane von Chironomus. Zoolog. Jahrb. f. Anat. u. Ont., Bd. 31, 1911.
44. Heidenhain, M. und Cohn, Th.: Über die Mikrozentren in den Geweben des Vogelembryos, insbesondere über die Cylinderzellen und ihr Verhältnis zum Spannungsgesetz. Morphol. Arb., Bd. 7, 1896.
45. Heidenhain, M.: Über die Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondriomiten und Archoplasmaschleifen. Anat. Anz., Bd. 18, 1900.
46. Derselbe: Plasma und Zelle, Bd. 1, Jena 1907.
47. Derselbe: Verh. d. anat. Ges. zu München, 1912.
48. Hermann, F.: Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 37, 1891.
49. Hertwig, O.: Allgemeine Biologie. Jena 1909.
50. Hoffmann, C. K.: Étude sur le dévéloppement de l'appareil urogénitale des oiseaux. Verh. kon. Ak. d. Wetensch., Amsterdam 1892.
51. Jarvis, M.: The segregation of the germ-cells of Phrynosoma cornutum. Biol. Bull. of the Mar. Biol. Lab. Woods. Holl. Mass., Vol. 15, 1908.
52. Kahle, W: Die Pädogenese der Cecidomyiden. Zoologica, H. 55, 1908.
53. King, H. D: The oogenesis of Bufo lentiginosus. Journ. Morph., Vol. 19, 1908.
54. Kölliker, A.: Kurzer Bericht über den anatomischen Kongress zu Pavia 1910. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg, N. F., Bd. 34, 1900.
55. Kopsch, Fr.: Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und anderen Körperzellen mittelst Osmiumsäure. Sitz. kgl. preuss. Ak. Wiss., Bd. 60, 1902.
56. Kuschakewitsch, S.: Die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von Rana esculenta, ein Beitrag zum Sexualitätsproblem. Festschr. f. R. Hertwig, Jena 1910.
57. v. la Valette St. George: Über die Genese der Samenkörper. 2. Mitteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 3, 1867.
58. Lilienfeld, L.: Über die Wahlverwandtschaft der Zellelemente zu gewissen Farbstoffen. Dubois-Reymonds Arch., Jahrg. 1893.
59. Magnus: Zellchemie. In Encyklopädie der mikroskopischen Technik, neue Auflage.
60. Marcora: Dinna fine alterazione delle cellules nervoses del nucleo d'origine del grande Jpoglosso consecutiva alla strappamento ed al taglio de nervo. Boll. Soc. med. chir., Pavia 1908.
61. Marenghi, G.: Alcune particolarita di struttura e di innervazione della cute dell' Ammocoetes branchialis. Mem. R. Jst. Lomb., 1903.

62. Meves, Fr.: Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 48, 1897.
63. Derselbe: Über den von la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 56, 1900.
64. Derselbe: Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 72, 1908.
65. v. Mihalkovics, G.: Untersuchung über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. III. Die Geschlechtsdrüse. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Histol., Bd. 2, 1885.
66. Minot, Ch. S.: Gegen das Gonotom. Anat. Anz., Bd. 9, 1894.
67. Nussbaum, M.: Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 18, 1880.
68. Derselbe: Zur Entwicklung des Geschlechts beim Huhn. Verh Anat. Ges. zu Bonn 1901.
69. Pensa, A.: Sopra una fina particolarita di struttura di alcune cellule della capsule soprarenali. Boll. Soc. med., Pavia 1899.
70. Derselbe: Osservazioni sulla struttura delle cellule cartilagine. Boll. Soc. med., Pavia 1901.
71. Perroncito, A.: Contributo allo studio della Biologia cellulare. Mitochondri, Chromidii e Apparato reticolare interno nelle cellule spermatiche. Reale Accad. dei Lincei., Roma 1910.
72. Derselbe: Contribution à l'étude de la biologie cellulaire. Arch. Ital. Biol., T. 54, 1910.
73. Derselbe: Beiträge zur Biologie der Zelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, 1911.
74. Platner, G.: Über die Spermatogenese bei den Pulmonaten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 25, 1885.
75. Derselbe: Über die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kernteilung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 26, 1886.
76. Derselbe: Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 33, 1889.
77. Popoff, M.: Zur Frage der Homologisierung des Binnennetzes der Ganglienzellen mit den Chromidien der Geschlechtszellen. Anat. Anz., Bd. 29, 1906.
78. Prenant, A.: Les mitochondries et l'ergastoplasme. Journ. Anat. et Physiol., T. 47, 1910.
79. Rabl, C.: Über „organbildende Substanzen" und ihre Bedeutung für die Vererbung. Leipzig 1906.
80. Retzius, G.: Biologische Untersuchungen. Neue Folge, Bd. 16.
81. Riquier, T. K.: Der innere Netzapparat in den Zellen des Corpus luteum. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 75, 1910.
82. Ritter, R.: Die Entwicklung der Geschlechtsorgane und des Darmes bei Chironomus. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 50, 1890.
83. Rubaschkin, W.: Über das erste Auftreten und Migration der Keimzellen bei Vögelembryonen. Anat. Hefte, Bd. 35, 1907.

84. Rubaschkin, W.: Über die Urgeschlechtszellen bei Säugetieren. Anat. Hefte, Bd. 39, 1909.
85. Derselbe: Chondriosomen und Differenzierungsprozesse bei Säugetierembryonen. Anat. Hefte, Bd. 41, 1910.
86. Rückert, J.: Über das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyklopseies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45, 1895.
87. Schapitz, R.: Die Urgeschlechtszellen von Amblystoma. Ein Beitrag zur Kenntnis der Keimbahn der urodelen Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 79, 1912.
88. Semper, C.: Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für dasjenige der übrigen Wirbeltiere. Arb. zool.-zoot. Inst., Würzburg 1875.
89. Sjövall, E.: Über Spinalganglienzellen und Markscheiden. Anat. Hefte, Heft 91, 1906.
90. van der Stricht, O.: La structure de l'oeuf des Mammifères II. Structure de l'oeuf ovarique de la femme. Bull. Acad. Med. Belg. 1905.
91. Derselbe: Vitellogenèse dans l'ovule de chatte. Arch. Biol., T. 26, 1911.
92. Tschaschin, S.: Über die Chondriosomen der Urgeschlechtszellen bei Vögelembryonen. Anat. Anz., Bd. 37, 1910.
93. Unna, P. G.: Das Geheimnis des Methylgrüns. Dermatologische Studien, Bd. 22, 1912.
94. Waldeyer, W.: Eierstock und Ei. Leipzig 1870.
95. Derselbe: Die Geschlechtszellen. Im Handb. d. Entw. von O. Hertwig, 1906.
96. Weismann und Jshikawa: Über die Parakopulation im Daphnidenei, sowie über Reifung und Befruchtung desselben. Zool. Jahrb. Anat., Bd. 4, 1889.
97. Weismann, A.: Vorträge über Descendenztheorie. Jena 1902.
98. Wheeler, W. M.: The development of the urogenital organs of the Lamprey. Zool. Jahrb. Anat., Bd. 13, 1900.
99. v. Winiwarter, H.: Recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères. Arch. Biol., T. 17, 1901.
100. Derselbe und Sainmont: Nouvelles recherches sur l'ovogenèse et l'organogenèse de l'ovaire des Mammifères (chat). Arch. Biol., T. 24, 1908.
101. Woods, F. A.: Origine and migration of the germ-cells in Acanthias. Amer. Journ. Anat., Vol. 1, 1902.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel III.

Sämtliche Figuren wurden mit einem Abbéschen Zeichenapparat in Arbeitstischhöhe entworfen, unter Benutzung eines Zeissschen Mikroskops, Apochromat. Immersion 2 mm, Kompensations-Okular 12. Genauere Erklärungen der Figuren im Text.

Allgemeine Bezeichnungen:
Uz = Urgeschlechtszelle. N = Netzapparat. C = Centralkörperchen.

Fig. 1. Teil eines Schnittes durch das viscerale Blatt des Mesoderms eines Hühnerembryos. Alter: Mitte des 3. Tages. Fixierung: modifiziertes Hermannsches Gemisch, 6 Tage. Einbettung: Celloidin-Paraffin. Schnittdicke: 5 μ. Färbung: Eisenhämatoxylin.

Fig. 2 und 3. Urgeschlechtszellen von einem Hühnerembryo. Alter: Mitte des 3. Tages (ca. 28 Ursegmente). Fixierung: Zenker-Formol. Einbettung: Celloidin-Paraffin. Schnittdicke: $7^1/_2$ μ. Färbung: Eisenhämatoxylin.

Fig. 4 und 5. Urgeschlechtszellen von einem Entenembryo. Alter: 110 Stunden. Fixierung: Flemmingsche Lösung, nach Benda modifiziert, 8 Tage. Nachchromierung nach Benda. Einbettung: Paraffin. Schnittdicke: 6 μ. Färbung: Eisenhämatoxylin, nach vorhergegangener Bleichung nach Pal.

Fig. 6. Teil eines Schnittes durch einen Hühnerembryo. Gegend medial vom Wolffschen Körper. Alter: 72 Stunden. Fixierung: Sublimat-Eisessig. Einbettung: Paraffin. Schnittdicke: 5 μ. Färbung: Ehrlich-Biondi.

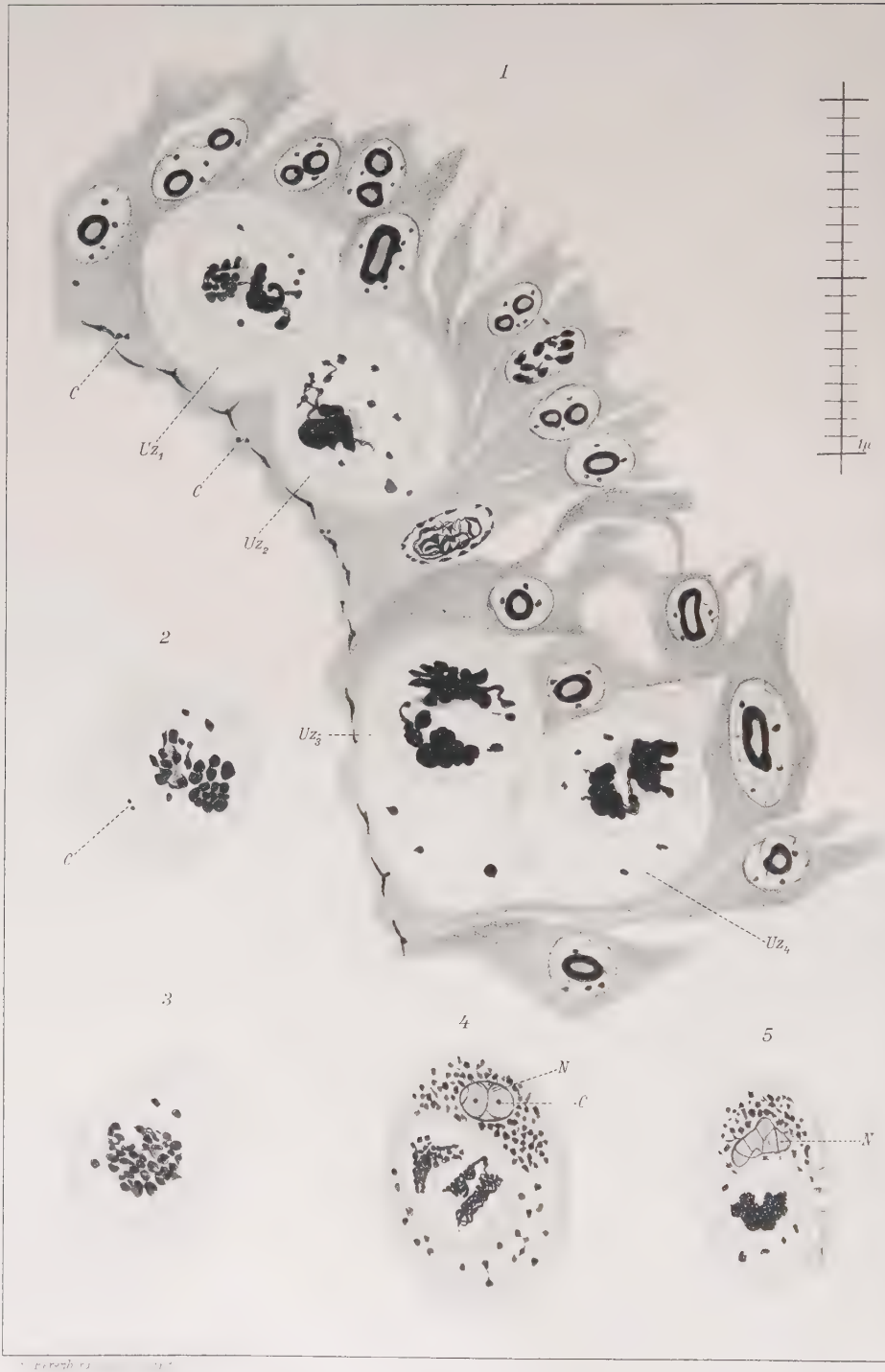
Fig. 7. Teil eines Schnittes durch einen Hühnerembryo. Gegend des Cölomwinkels, dort, wo parietales und viscerales Mesoderm ineinander übergehen. Alter: 73 Stunden. Fixierung: Wässrige Sublimatlösung, 4%, frisch angesetzt. Einbettung: Paraffin. Schnittdicke: 5 μ. Färbung: Ehrlich-Biondi.

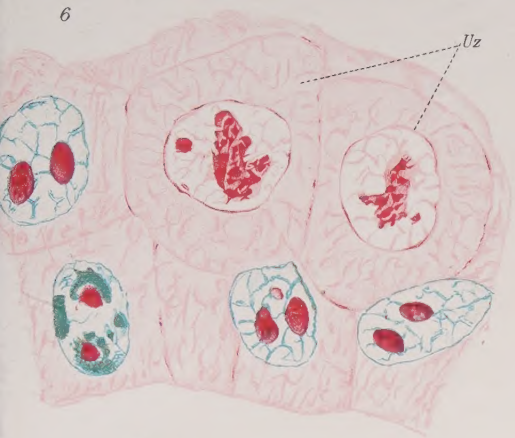
Fig. 8 und 9. Urgeschlechtszellen eines Hühnerembryos. Alter: Mitte des 3. Tages (ca. 29 Ursegmente). Fixierung und Nachchromierung nach Benda. Einbettung: Paraffin. Schnittdicke: 4 μ. Färbung: Eisenalizarin-Kristallviolett.

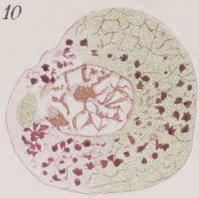
Fig. 10. Urgeschlechtszelle eines Entenembryos. Alter: 80 Stunden (ca. 36 Ursegmente). Fixierung: Nachchromierung, Einbettung, Schnittdicke und Färbung wie Fig. 8 und 9.

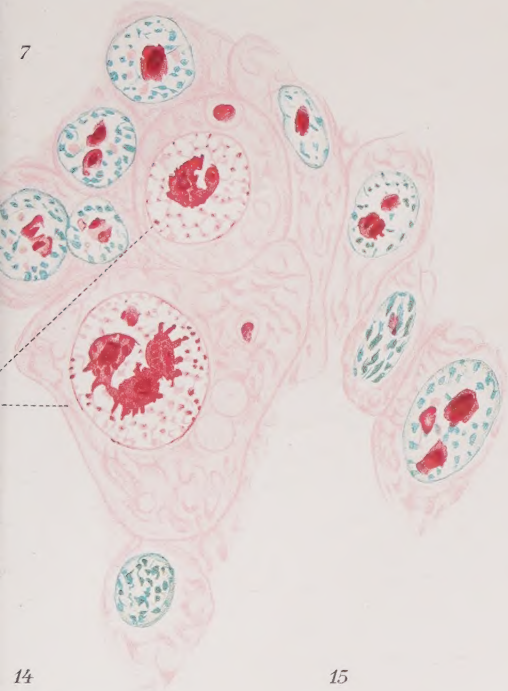
Fig. 11—16. Urgeschlechtszellen eines Hühnerembryos. Alter: Anfang der 2. Hälfte des 3. Tages. Fixierung und Imprägnation mit arsensaurem Silber nach Golgi. Einbettung: Paraffin. Schnittdicke: 5 μ. Nachvergoldung und Bleichung nach Veratti. Nachfärbung: Karmalaun.

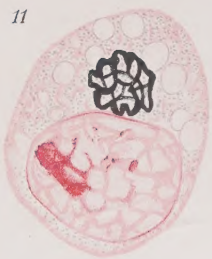
Fig. 17. Blutzelle aus der Aorta desselben Embryos. Dieselbe Technik.

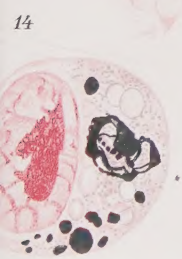

1
C
Uz_1
C
Uz_2
2
Uz_3
C
Uz_4
3
4
N
C
5
N











Werner u. Winter, Frankfurt a/M.